BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

40

N° 275 NOVEMBRE-DÉCEMBRE 1974

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1974

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.
Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.
Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.
Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.
Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 275, novembre-décembre 1974, Sciences de la Terre 40

Recherches sur les Madréporaires du Trias
II. Astraeoida. Révision des genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia*. Étude de quelques types structuraux du Trias de Turquie

par Jean-Pierre Cuif *

Résumé. — L'étude des structures septales des principales espèces triasiques classées jusqu'à présent dans les genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia* montre que ces deux genres, dont les définitions microstructurales sont maintenant mieux établies, ne sont pas représentés dans la faune de cette époque.

En revanche, la comparaison des types microstructuraux mis en évidence au cours de cette recherche, aussi bien chez les formes alpines que chez les spécimens provenant du Trias de Turquie, fait apparaître des regroupements très significatifs quant aux rapports des faunes de ces deux régions.

SOMMAIRE

Introduction. 297

Genre *Montlivaltia* Lamouroux 299

Définition actuelle du genre *Montlivaltia*. Caractères microstructuraux 299

Conception de J. Alloiteau (1952) 299

Révision de A. Gill et J. Lafuste (1971) 300

Les espèces triasiques rapportées au genre *Montlivaltia* 302

Observations sur la notion d'Urseptum 303

Notion de plan médio-septal 303

Caractères microstructuraux des principales espèces triasiques 304

Montlivaltia norica Frech, 1890 304

Description originale 304

Matériel étudié 305

Observations sur la description de Frech. Compléments microstructuraux et histologiques 305

* *Laboratoire de Paléontologie, Faculté des Sciences, Bât. 504, 91405 Orsay.*
E.R. du CNRS n° 0154.

Évolution des autres éléments structuraux au cours de l'ontogenèse : muraille et structure axiale 311
Position de ce type structural dans le genre *Montlivaltia* 313
Formes affines des Dolomites 313
Propositions taxinomiques 317
Montlivaltia capitata Münster, 1839 318
Morphologie 319
Microstructure septale 320
Position de ce type structural dans le genre *Montlivaltia* 323
Proposition taxinomique 324
Affinités avec les formes précédemment décrites 324
Montlivaltia crenata Münster, 1839 325
Diagnose originale 325
Morphologie et microstructure septale 326
Discussion 327
Montlivaltia radiciformis (Münster), 1839 328
Matériel original 328
Compléments morphologiques 328
Microstructure 329
Proposition taxinomique 330
Regroupement des types structuraux mis en évidence chez les espèces étudiées .. 330
Genre *Thecosmilia* Milne-Edwards et Haime, 1848 332
Données actuelles sur la structure septale de *Thecosmilia* M.-Edw. et H. 332
Données structurales utilisées pour la comparaison avec les formes triasiques classées dans le genre *Thecosmilia* 335
Choix des espèces étudiées 335
Groupe *subdichotoma-sublaevis-badiotica* 337
Historique 337
Structure septale de *Lithodendron subdichotomum* Münster, 1839 337
Étude de la classification proposée par Volz et Frech 340
Observations sur les trois termes spécifiques précisés ci-dessus. Comparaison des variations microstructurales au cours de l'ontogenèse .. 342
Proposition taxinomique 349
Microstructure, gemmation et affinités de *Volzeia fritschi* 352
Thecosmilia granulata (Münster) 354
Structure septale 354
Division 356

Différence de ce processus de division avec celui observé chez les espèces étudiées jusqu'à présent 357

Sous-genre *Margarosmilia* Volz, 1896 358

Diagnose originale 358

Subdivision du sous-genre *Margarosmilia* selon Volz 359

Margarosmilia zieteni incl. var. *confluens* 359

Historique 359

Proposition taxinomique 360

Conception de Volz sur les rapports *zieteni-confluens* 361

Caractères microstructuraux de *Margarosmilia zieteni* 362

Modalités de la division chez *M. zieteni* 364

Caractères de *Margarosmilia zieteni* var. *confluens* 365

Caractères du terme générique *Margarosmilia* Volz, 1896 365

Margarosmilia septanectens (Loretz), 1875 366

Structures septales 366

Modalités de la gemmation 368

Position de l'espèce dans le genre *Thecosmilia* 368

Étude de quelques types du Rhétien de Fischerwiese (Styrie) 369

Thecosmilia fenestrata (Reuss) 369

Matériel original 369

Structure septale 370

Autres éléments structuraux 372

Position de ce type structural dans le genre *Thecosmilia*. Affinités avec certaines formes examinées précédemment 372

Thecosmilia caespitosa Reuss, 1864 375

Proposition taxinomique 377

Étude de types structuraux du Trias de Turquie 378

Genre *Coryphyllia* n. g. 380

Appareil septal 380

Proposition taxinomique 381

Affinités de ce type structural 382

Représentants du genre *Retiophyllia* dans le Taurus 383

Description de quatre types des gisements de l'Alakir Cay 384

Conclusion 391

Autre exemple de rapport entre la faune des Dolomites et celle du Carnien de Turquie : la présence du genre *Protoheterastraea* dans le Taurus 391

Protoheterastraea alakirensis n. sp. 392
Morphologie 392
Comparaison des structures septales 394
Structure thécale 395
Processus de gemmation 395

Conclusion 397

Rapports des principaux types structuraux étudiés 397

Diagnose des types structuraux analysés 397

Références bibliographiques 399

INTRODUCTION

Le vaste ensemble que formaient les polypiers triasiques réunis par les anciens auteurs dans la famille des Astraeida (cf. Volz, 1896), comprenait la quasi-totalité des genres utilisés à l'époque. Seuls en étaient écartés les types structuraux thamnastérioïdes, ainsi que les rares formes dont Volz et Frech faisaient les descendants de Madréporaires paléozoïques.

Bien que le groupe ainsi conçu se soit trouvé démembré de façons très diverses par les derniers auteurs de traités systématiques généraux (Alloiteau, 1952 ; Wells, 1956), les idées sur les subdivisions fondamentales de la faune des Madréporaires triasiques n'ont en réalité subi qu'une très faible évolution. La comparaison du schéma phylétique fourni par Wells (1956, fig. 363) avec la récapitulation systématique que proposait Volz est tout à fait révélatrice à cet égard : bien qu'il n'y ait aucun rapport entre les groupements taxinomiques préconisés par ces auteurs, l'un comme l'autre aboutissent à un double tronc convergent qui représente donc l'origine exclusive des Madréporaires postpaléozoïques.

Sans préjuger en rien de la valeur de cette conception, on doit toutefois observer que les auteurs se trouvent en général ramenés à des schémas équivalents pour une raison fondamentale : la description des faunes triasiques à l'aide de termes génériques définis pour des faunes beaucoup plus récentes. Les similitudes de morphologie générale prennent ainsi une influence tout à fait excessive, aux dépens des éléments structuraux fondamentaux. La multiplication des « espèces » fondées sur des points secondaires s'avère évidemment incapable, au moment de l'établissement des schémas synthétiques, de mettre en évidence l'originalité éventuelle de la faune triasique.

Ces observations s'appliquent particulièrement bien aux deux genres dont il sera question dans ce chapitre, et dont on ne peut envisager de définir les très nombreuses espèces triasiques avant d'avoir analysé leurs caractéristiques structurales fondamentales.

C'est l'objet essentiel du présent fascicule, dans lequel la systématique actuelle, au niveau spécifique, sera utilisée sans pour autant être redéfinie de façon exhaustive.

Choix des espèces étudiées

Même en se bornant au catalogue dressé par Diener (1921), le nombre des espèces triasiques rangées à un moment ou à un autre dans un des deux genres en question avoisine les quatre-vingts. Au cours de l'analyse, il s'est rapidement révélé illusoire de vouloir conserver à ces termes spécifiques la stricte égalité qu'ils ont du point de vue taxinomique. Les uns représentent des types structuraux abondants, jouant un rôle majeur dans la faune de cette époque. Beaucoup d'autres ont une valeur réelle très inférieure, étant trop souvent fondés sur des diagnoses sommaires et établis sur un échantillonnage très limité, dont l'état de conservation ne permet pas de pallier les déficiences initiales par une connaissance microstructurale précise.

Un choix s'est donc imposé en fonction de ces considérations, mais également des possibilités offertes par l'analyse histologique. En effet, indépendamment de toute donnée

quantitative, l'étude de types structuraux peu fréquents peut fournir des indications importantes sur la composition d'une faune, qu'ils y apparaissent comme des vestiges ou comme l'amorce de taxons ultérieurs.

Il est donc précisé que cette étude n'est nullement une révision exhaustive des termes spécifiques utilisés jusqu'ici pour la description des Madréporaires triasiques dans les genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia*.

D'un point de vue méthodologique, il s'agit plutôt d'une recherche de critères d'ordre générique, fondée sur l'établissement d'une trame de données microstructurales aussi précise que possible. Ainsi, au cours des deux chapitres consacrés successivement aux *Montlivaltia* et *Thecosmilia* triasiques, vont se dégager des types structuraux dont les affinités mutuelles seront mises en évidence, en même temps que leurs différences avec les structures septales propres aux deux genres en question (telles qu'elles sont actuellement connues).

Naturellement, ce travail porte tout d'abord sur les formes issues des gisements classiques des Alpes (cf. Cuif, 1972 : 216) ce qui limite l'étude à un secteur géographiquement restreint. On pourrait estimer de ce fait que les renseignements obtenus n'acquièrent pas une valeur réellement significative.

C'est essentiellement cette raison qui m'a incité à introduire, à la fin des chapitres consacrés aux formes alpines, une présentation de quelques types issus des gisements noriens de Turquie. On pourra ainsi constater que, loin d'être des particularités géographiques, les types structuraux dégagés par l'analyse des faunes alpines représentaient bien des éléments importants de la faune des Madréporaires triasiques dans la partie méditerranéenne du bassin téthysien.

Genre **MONTLIVALTIA** Lamouroux

L'usage du terme *Montlivaltia* pour la classification de certains Madréporaires triasiques remonte à la première description des faunes de Saint-Cassian par G. zu Münster (1839), qui utilisa ce genre pour y grouper toutes les formes solitaires qu'il rencontra. Bien qu'un bon nombre des dix termes spécifiques ainsi créés aient par la suite été diversement répartis, le rôle du terme *Montlivaltia* s'est néanmoins régulièrement accru au cours des travaux successifs, tous les auteurs ayant utilisé ce taxon dans leur systématique.

On constate ainsi que si l'on inclut dans le recensement des formes décrites celles qui correspondent au sous-genre *Margarophyllia* Volz, 1896, on peut dénombrer 26 termes spécifiques encore admis dans le genre *Montlivaltia* pour la seule période triasique (Diener, 1921).

On sait que ce genre fut également très utilisé pour les deux autres périodes du Mésozoïque, et J. Alloiteau (1957 : 103-116) a bien mis en évidence les très importantes confusions dont il a fait l'objet. Il importe donc d'examiner quelles sont les conceptions actuelles relatives à la microstructure et à l'histologie du genre *Montlivaltia*, avant d'envisager une révision des formes triasiques qui lui ont été rattachées.

Définition actuelle du genre *Montlivaltia*. Caractères microstructuraux

Conception de J. Alloiteau (1952)

Longtemps fondée sur des notations morphologiques de Milne-Edwards puis de Fromentel, la diagnose de *Montlivaltia* ne devait recevoir de compléments microstructuraux qu'en 1952, où J. Alloiteau a formulé une conception précise de la structure septale de ce genre dans les termes suivants :

« Éléments radiaires : Tous, même ceux des derniers ordres parfaitement compacts, en symétrie bilatérale et radiaire, droits et libres, sans aucune trace de coalescence. Leur section est bicunéiforme. Ceux des trois premiers ordres sont légèrement renflés ou parfois recourbés à leur bord interne ; ceux des ordres plus jeunes sont atténués. Bords distal et périphérique pourvus de dents aiguës, sub-égales, régulièrement espacées ; pas de dents au bord axial.

« Faces latérales portant des carènes verticales opposées. Ces carènes, produites par la coalescence des granules des scléroderm ites, sont plus saillantes et plus individualisées dans la région supérieure des lames ; elles sont atténuées dans les parties plus profondes par un dépôt secondaire de sclérenchyme. Elles aboutissent chacune dans une des dents des bords supérieur et externe. Une ligne de divergence existe près de la périphérie. Pas de columelle ni de pali.

« Microstructure : La charpente des lames radiaires est constituée de poutrelles simples et composées. Les poutrelles composées correspondent aux carènes verticales... Les poutrelles simples, alignées dans le plan médian de la lame, donnent en section tranversale des centres de calcification sombres, bien isolés les uns des autres, disposés en lignes courtes entre les poutrelles composées ; leur trajet peut être marqué sur les faces latérales par des files de très fines granulations, parallèles aux carènes verticales et comme elles perpendiculaires au bord distal. Elles sont donc très distinctes chez *M. perornata* From., mais n'existent pas chez d'autres espèces. »

Dans cette description de la microstructure septale de *M. caryophyllata* (espèce-type du genre), les éléments diagnostiques principaux ont été mis en évidence. On peut ainsi noter que la présence de trabécules simples entre celles qui déterminent les carènes des faces septales ne représente pour J. Alloiteau qu'un élément de rang spécifique, ou tout au plus subgénérique. Le trait fondamental du genre demeure la présence de carènes opposées.

Révision de A. Gill et J. Lafuste (1971)

Ces auteurs apportent à la diagnose ci-dessus quelques modifications portant sur les points suivants :

a — *Ligne de divergence* : La diagnose de J. Alloiteau faisait état de « carènes verticales », tandis que la figuration correspondante (fig. 59) présentait une ornementation peu en accord avec une telle formulation. Cette figure montre, en effet, des carènes fortement obliques, puisque les directions des carènes septales et costales y apparaissent sensiblement perpendiculaires, à partir d'une ligne de divergence parfaitement rectiligne, en position relativement périphérique.

A ce schéma, Gill et Lafuste substituent une disposition en « jet d'eau », dans laquelle les trabécules s'infléchissent à partir d'une « aire de divergence » située dans la région moyenne du septe.

b — *Existence de poutrelles composées* : J. Alloiteau a très nettement explicité le rapport entre les carènes septales et la présence de structures verticales polycentriques qu'il nomme « poutrelles composées » (= trabécules composées selon la formulation actuellement employée). La figuration de Gill et Lafuste (p. 31, fig. 19) ne présente pas de structure pouvant être interprétée de cette façon. On y observe au contraire des axes trabéculaires parfaitement linéaires, simples et rigoureusement situés dans le même plan. Il semble donc qu'il y ait là une divergence importante entre les conceptions de ces deux auteurs et la diagnose microstructurale de J. Alloiteau.

On peut, cependant, envisager de concilier ces deux formulations apparemment contradictoires à partir des observations suivantes :

Gill et Lafuste expriment clairement (p. 30) que « les expansions latérales qui se terminent en épines » ont « un axe perpendiculaire à l'axe de la trabécule ». Or, dans la microstructure correspondante (fig. 19), ces axes n'ont pas été figurés, ce qui explique que les coupes transversales montrent toujours, même au niveau de ces expansions, des axes trabéculaires parfaitement simples.

La formulation de Gill et Lafuste ne laissant place à aucune ambiguïté, il semble donc qu'on puisse modifier le schéma structural de la figure 19 en y incorporant les éléments de la description page 30. Le schéma ci-dessous (fig. 1) réunit ainsi, de part et d'autre de l'axe trabéculaire principal (A.T.P.), deux axes latéraux (A.L.) correspondant aux deux granules cariniformes symétriques par rapport à l'axe principal. De ce fait, les coupes transversales présentent, au niveau des carènes, une disposition polycentrique correspondant à la définition des « poutrelles composées » (P. comp.) de J. Alloiteau.

Dans le schéma ainsi reconstitué d'après la description de Gill et Lafuste on observe donc :

— les axes principaux demeurés parfaitement verticaux, en série linéaire simple ;
— les axes latéraux, coupés plus ou moins longitudinalement selon la position du plan de coupe par rapport à leur origine.

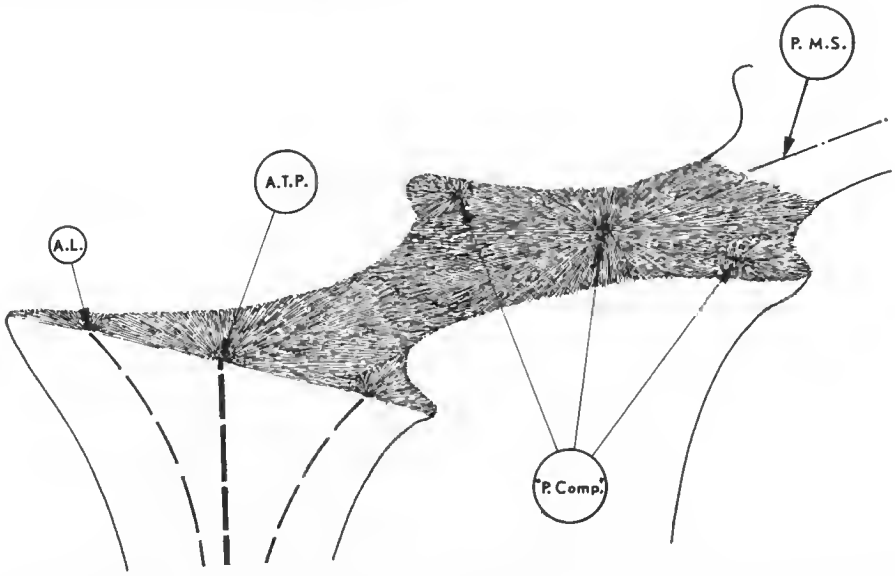

Fig. 1. — Reconstitution de la structure septale de *Montlivaltia* Lam., d'après Gill et Lafuste, 1971, figurant les axes latéraux décrits par ces auteurs. Cette reconstitution, en montrant comment plusieurs centres de convergence apparaissent au niveau des doubles carènes symétriques caractéristiques du genre, explique l'emploi par J. Alloiteau du terme « poutrelle composée ».
A.L. : axe latéral ; A.T.P. : axe trabéculaire principal ; « P. comp. » : poutrelle composée ; P.M.S. : plan médio-septal.

En rappelant que l'opposition de ces axes au même niveau de part et d'autre du plan médio-septal constitue un caractère générique incontesté, on conçoit qu'il n'y a pas de réelle contradiction entre les deux schémas structuraux exposés successivement ci-dessus.

e — *Différenciation entre structure axiale et couches laminaires latérales* : Un complément à la description du genre est également apporté par Gill et Lafuste sous forme d'observations concernant l'atténuation progressive de l'ornementation à mesure qu'on s'éloigne du bord distal. J. Alloiteau avait déjà noté ce phénomène (« ces carènes sont plus saillantes et plus individualisées dans la région supérieure des lames : elles sont atténuées dans les parties profondes par un dépôt secondaire de sclérenchyme »). Gill et Lafuste décrivent ce tissu comme une succession de « couches laminaires », déposées progressivement au cours du développement vertical des cloisons, et d'abord dans les dépressions formées entre les carènes. Celles-ci se trouvent donc rapidement atténuées, puis disparaissent complètement, donnant des faces latérales presque lisses, sur lesquelles n'apparaissent plus que les sommets des granules. Les deux auteurs ajoutent d'ailleurs qu'une relative simultanéité dans la mise en place des granules sur les trabécules adjacentes d'un même septe fait apparaître, outre l'alignement vertical (qui est fondamental), une disposition en rangées sensiblement parallèles au bord distal.

Ces trois observations, placées ici par ordre d'importance décroissante, permettent d'avoir une représentation plus précise des formes susceptibles d'être incluses dans le genre *Montlivaltia* quant à leurs caractères microstructuraux. On doit ainsi pouvoir y observer :

— des septes entièrement compacts, formés par un système divergent de trabécules alignées dans un plan ;
— les axes trabéculaires émettant simultanément vers les deux faces septales des expansions alignées formant des carènes opposées. Chacune de ces expansions possède son propre axe de convergence qui s'infléchit dans un plan perpendiculaire au septe. Ces axes secondaires sont matérialisés par les granules dans lesquels ils se terminent. Les axes principaux demeurent toujours dans le plan médio-septal, et se terminent chacun dans une des dents disposées en file unique au bord distal.

Sans négliger les autres données (morphologiques et structurales), c'est à partir d'une telle conception de l'architecture septale des *Montlivaltia* que nous pouvons actuellement envisager une comparaison avec les espèces triasiques rapportées à ce genre.

Les espèces triasiques rapportées au genre *Montlivaltia*

Un bref examen de l'importance relative des vingt-six termes spécifiques qui ont pu être recensés au Trias dans le genre *Montlivaltia* fait rapidement apparaître la prédominance d'un très petit nombre d'entre eux dans les analyses de faune rapportées par les auteurs. Ainsi se détachent nettement, par leur abondance dans les gisements-types de même que par la fréquence de leur citation dans la littérature, *M. norica* parmi les espèces du Rhétien d'Autriche, *M. capitata* et *M. crenata* pour celles du Ladino-Carnien des Dolomites.

Les anciens auteurs n'ayant eu qu'une conception purement morphologique du genre *Montlivaltia*, c'est avec Frech et Volz que les premières indications microstructurales font leur apparition dans la diagnose du genre. Elles sont d'ailleurs extrêmement réduites chez Frech, qui ne semble pas avoir réalisé de lames minces pour l'étude de cette partie de la faune des marnes du Zlambach. La seule notation concernant la microstructure septale consiste à relever la présence d'un « Primarstreif » en zigzag dans le plan médian des cloisons. Ce terme, utilisé quelquefois par Frech à la place de « Urseptum », désigne selon lui la lame initiale ou primitive (ur) à partir de laquelle s'organise la calcification du septe. C'est en quelque sorte la transposition dans un plan de la notion d'axe de calcification (cf. ci-dessous, les observations sur la notion d'Urseptum).

Avec le travail de Volz, l'importance des données microstructurales est déjà pleinement reconnue. C'est en effet sur la structure septale qu'est fondée la différenciation du sous-genre *Margarophyllia*, en fonction des critères suivants (Volz, p. 21) :
— *Montlivaltia* s. s. : formes avec « Urseptum » ;
— sous-genre *Margarophyllia* : formes dont les septes sont édifiés par des trabécules bien individualisées.

Indépendamment des commentaires qu'appelle un tel procédé de subdivision (cf. p. 336), l'exploitation systématique des caractères microstructuraux fait appel à des termes des-

criptifs dont il est nécessaire de préciser dès maintenant le sens et autant que possible la valeur.

Observations sur la notion d'Urseptum

Les termes de Urstreif, Primarstreif, ou plus fréquemment Urseptum apparaissent souvent dans les descriptions de Frech et Volz, et les structures qu'ils désignent représentent pour eux des éléments fondamentaux de la diagnose (cf. ci-dessus, par exemple, la définition du sous-genre *Margarophyllia*). On décèle d'ailleurs chez ces deux auteurs une évolution nette entre 1890, où Frech n'utilise qu'occasionnellement ces termes, et 1896, où Volz les emploie de façon constante comme critère systématique fondamental.

La définition la plus claire en est fournie par Volz (1896 : 6), dès les premières lignes de son chapitre introductif : « L'architecture des septes ».

« L'observation d'un septe de *Thecosmilia subdichotoma* montre en coupe longitudinale une ligne claire qui parcourt toute la longueur de la cloison. Il en part vers les faces latérales de fines aiguilles ».

Compte tenu des figurations, il apparaît que Volz emploie ce terme lorsque les fibres du squelette semblent issues d'un plan médio-septal qui, dans sa disposition la plus typique, est parfaitement rectiligne. En section transversale, les fibres paraissent disposées à peu près normalement, et parallèles entre elles (sauf à la bordure périphérique), sans différenciation de trabécules.

Si les observations de Frech et Volz demeurent exactes quant à l'aspect des sections, leur interprétation en est maintenant toute différente. La ligne claire parcourant le septe dans toute sa longueur, et à laquelle les anciens auteurs attribuaient une **fonction** en tant que point de départ des libres, ne représente en fait que la zone médiane où s'affrontent les libres édiliant les deux moitiés de la cloison. La plus grande porosité de cette zone médiane favorise la dissolution des extrémités internes des fibro-cristaux : l'espace ainsi libéré se trouve ensuite rempli de calcite sparitique. Le plan médio-septal, qui demeurait jusque-là virtuel, se trouve ainsi matérialisé par une lame de calcite claire : celle-ci est de toute évidence un artefact dont l'origine secondaire est visible chez les formes à structure septale complexe, où on constate qu'elle recoupe les éléments structuraux de la cloison.

Notion de plan médio-septal

Au cours des descriptions microstructurales qui vont suivre, l'expression plan médio-septal, très fréquemment employée, présente avec le terme Urseptum des rapports qu'il est utile de préciser.

Le terme plan médio-septal peut être employé dans un sens purement géométrique, pour désigner un plan longitudinal radiaire de part et d'autre duquel les structures septales sont généralement symétriques. Ainsi, dans un septe à structure trabéculaire parfaite, à disposition unisériée simple, le plan médio-septal contient tous les axes des trabécules. Il peut advenir que les phénomènes de dissolution, en créant une zone recristallisée réunissant les axes trabéculaires, surimpose à la disposition initiale (où le plan médio-septal

demeurait virtuel) une structure secondaire analogue à l'Urseptum des anciens auteurs. La netteté de la distinction entre la disposition initiale et l'artefact est suffisante pour éviter toute ambiguïté.

La notion de plan médio-septal, considéré comme une structure virtuelle, subit une certaine atteinte lorsque l'architecture septale ne comporte plus d'axes verticaux bien individualisés, par exemple dans le cas de *Montlivaltia norica* (p. 308). On constate alors qu'il existe une lame de sclérenchyme libreux en position médio-septale, mais pour laquelle le terme de plan n'est plus strictement adapté car il s'agit d'une **zone histologique réelle**. Cette lame de tissu fibreux, mise en place la première au cours de la croissance des septes, nous révèle donc la morphologie du bord distal (cf. fig. 7b). Sa morphologie est gouvernée par les replis de la sole pédieuse du polype, et c'est l'évolution de la morphologie de l'ectoderme basal qui va adjoindre à cette lame primaire continue les éléments donnant leur structure définitive aux cloisons.

L'exemple initial de *Thecosmilia subdichotoma*, qui a fourni à Volz l'illustration de la notion d'Urseptum, est encore plus typique de l'ambiguïté pouvant s'établir lorsque ce terme est appliqué à une structure septale dépourvue de différenciation.

Avant même que l'analyse détaillée des principaux types structuraux de cette famille soit présentée, les points suivants doivent donc être formulés :

— La notion d'Urseptum conçue comme un système d'interprétation applicable à toutes les structures septales n'est pas utilisable.

— Dans une conception beaucoup plus restrictive, ce terme pourrait servir à désigner la structure mise en place au voisinage du bord distal, et qui va supporter les différenciations structurales ultérieures. Il prend alors une signification concrète, correspondant au terme de zone médio-septale, qui lui sera préféré pour éviter toute ambiguïté. Dans ce cas, il est effectivement assez proche de la conception des anciens auteurs, mais cette coïncidence demeure relativement rare.

— Le terme de plan médio-septal devrait être réservé à la désignation de structures virtuelles, telles qu'un plan résultant de l'alignement d'axes trabéculaires verticaux.

Caractères microstructuraux des principales espèces triasiques

Montlivaltia norica Frech, 1890

P. 39, pl. III, fig. 9 a-b, pl. X, fig. 1-5, pl. XIII, fig. 1-7, pl. XVIII, fig. 17-17 a.
= *Montlivaltia cupuliformis* Reuss, 1854. Beiträge zur Charakteristik der Gosauformation. Denkschr. d. Wiener Akad., VII, t. 6, fig. 16-17.

Gisement-type : Fischerwiese bei Alt-Aussee (Styrie).

Description originale

« La morphologie du polypier est celle d'un cône allongé ou tronqué, la thèque est mince, faiblement ridée et le plus souvent erodée.

« La section transversale est elliptique, presque circulaire chez les jeunes exemplaires. Les septes s'affrontent selon une ligne, et on ne peut observer d'arrangement radiaire que chez les jeunes exemplaires seulement. Le plus grand diamètre des individus adultes est de 4 à 5,5 cm,

le plus faible 3 à 3,5 cm. Le nombre des septes est très important : l'échantillon figuré pl. X, fig. 5 en possède 150, et celui-ci peut atteindre 220. On peut les diviser en six ordres. Les septes apparaissent parfois axialement en contact (vortex), sans que cela permette de distinguer des espèces ou variétés.

« Curieusement, certains exemplaires ont une morphologie telle qu'on pourrait les ranger dans le genre *Plesiosmilia* Milasch. Chez ces derniers, les septes ne s'amincissent pas vers l'intérieur, mais deviennent au contraire relativement épais. On peut nettement observer chez un exemplaire quelques éléments axiaux, qui sont déjà bien plus développés chez un second et dans un troisième édifient une columelle styliforme bien individualisée.

« Les faces latérales des septes sont couvertes de granules disposés en rangées courbes, qui correspondent tout à fait à la disposition de ceux de *Thecosmilia fenestrata* et *norica* : ils apparaissent également en coupe transversale. Une « ligne primaire » en zigzag parcourt le plan médian du septe. La dépression calicinale est assez profonde, les dissépiments à l'état de fines vésicules ».

Validité du terme spécifique

Le terme spécifique ainsi proposé par Frech s'applique en fait à un Madréporaire antérieurement décrit par Reuss (1854 : 102) sous le nom de *Montlivaltia cupuliformis*. Bien que cette forme, de même que toute la faune du Zlambach, ait initialement été rattachée au Crétacé par Reuss, la création de ce nouveau terme a été surtout déterminée par l'existence, depuis 1851, d'un *M. cupuliformis* décrit par Milne-Edwards et Haime dans l'Oolithe inférieur d'Angleterre.

Matériel étudié

L'original de Reuss est conservé dans la collection du Muséum d'Histoire naturelle de Vienne, avec les références suivantes : 1864/40/1296-type n° 62.

Des échantillons de la collection Frech existent encore à la Bayerische Staatssammlung de Munich sous les n^{os} As XII 46 et As XII 48.

Outre ces spécimens, mes récoltes personnelles à Fischerwiese m'ont permis de réunir 60 échantillons susceptibles d'être rapportés à ce type structural. La figure 2, réunissant les originaux de Reuss et Frech ainsi que deux spécimens nouveaux, montre que les corrélations morphologiques sont relativement satisfaisantes.

Observations sur la description de Frech. Compléments microstructuraux et histologiques

Absence de structure axiale

On a pu constater que Frech signale l'existence de spécimens chez lesquels les bordures axiales détachent vers l'intérieur un nombre plus ou moins grand d'éléments qui, lorsque ce processus est le plus intense, pourraient déterminer l'existence d'une columelle styliforme allongée selon la ligne d'affrontement des septes majeurs (cf. pl. III, fig. 9 A, B de Frech). Rien ne permet pour l'instant d'apporter une interprétation satisfaisante aux observations de Frech : les spécimens sur lesquels elles ont été réalisées ont disparu, et aucune structure correspondant à ces descriptions n'a été retrouvée dans les échantillons de Fischerwiese.

Les compléments microstructuraux et la proposition de diagnose qui suivent sont donc établis sur un échantillonnage homogène, d'après les caractères de l'holotype de Reuss.

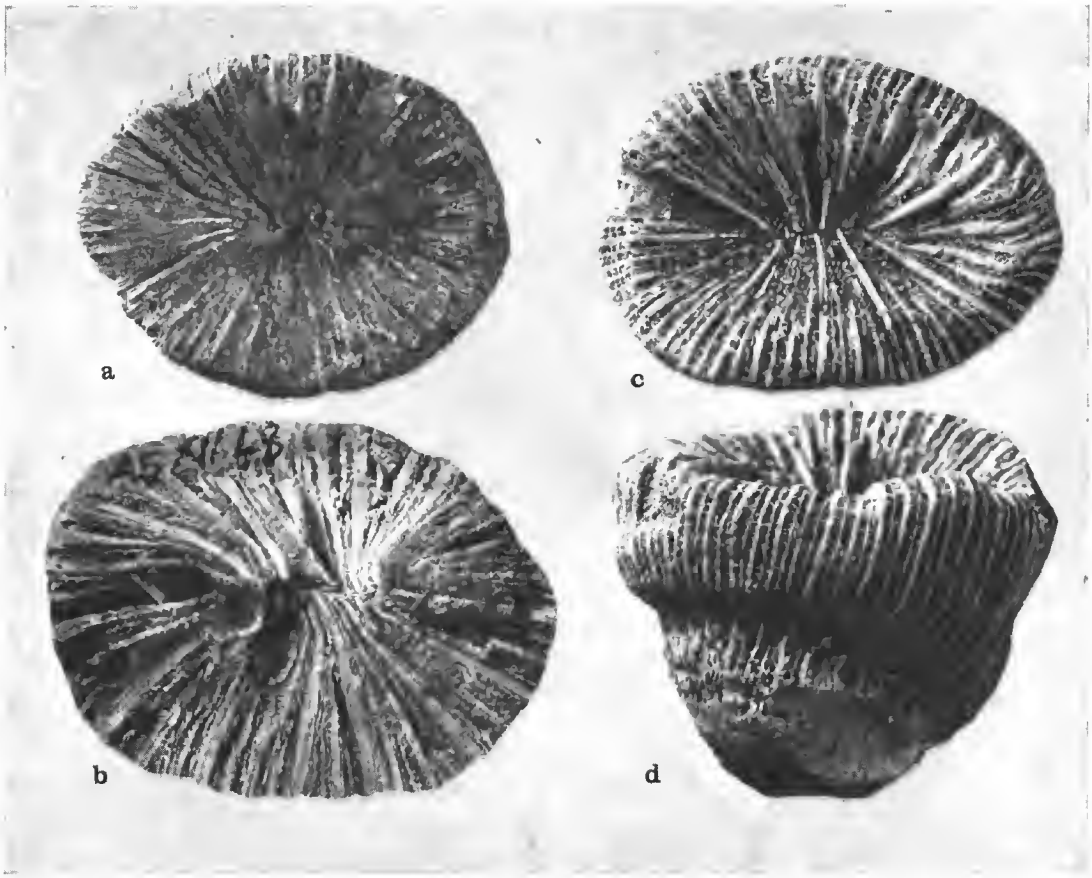

Fig. 2. — Spécimens de *Distichophyllia* (*Montlivaltia*) *norica* (Frech).
a : Original de *Montlivaltia cupuliformis* Reuss, 1854. Coll. Naturhistorisches Mus. de Vienne. Légèrement grossi. b : Face calicinale (centre seulement), d'un original de Frech (2 ×). Granulations des faces latérales visibles. c-d : Face calicinale et profil d'un spécimen récolté à Fischerwiese (1,3 ×).

Variabilité morphologique

Bien que l'état d'abrasion des spécimens issus des marnes du Zlambach ne permette pas d'envisager une expression biométrique des variations pouvant affecter ce type structural, on peut néanmoins insister, un peu plus que ne le fait Frech, sur leurs principales conséquences.

— Les dimensions des sections transversales notées par Frech sont exceptionnelles. La moyenne des plus grands axes de l'ellipse calicinale s'établit autour de 35-40 mm.

— La hauteur des polypiers est très variable et on peut signaler une certaine corrélation entre le développement vertical et la morphologie de l'apex. Les formes à base plate, indice d'une fixation sur un substrat dur, sont moins élevées que celles à apex aigu,

témoignant d'un biotope meuble auquel est probablement associé un apport sédimentaire plus important, rendant nécessaire une croissance verticale plus rapide.

Microstructure septale

Entièrement compactes, libres entre elles aux bords internes et périphériques hormis dans les stades précoces de l'ontogenèse, les cloisons de *Montlivaltia norica* ont une structure en système divergent dissymétrique. Les coupes sériées permettent en outre de montrer que la position de l'aire de divergence évolue de la façon suivante :

Dans les stades jeunes, la tendance au développement horizontal se manifeste par une inflexion des structures septales vers l'extérieur, de telle sorte que dans les coupes des apex on observe une région costale largement prédominante. Cette disposition est d'autant plus apparente que cette zone costale est épaisse, massive, alors que la région septale est beaucoup plus grêle et semble déformée par l'importance relative que prennent les structures ornementales.

Cette phase de développement horizontal étant toujours courte dans l'espèce en question (et plus ou moins nette selon la morphologie de l'apex) on constate rapidement, au stade 10 mm de diamètre environ, une inversion du rapport côte/septe au profit de ce dernier, dont l'importance relative va s'accroître jusqu'à représenter les trois quarts d'une cloison majeure (rapport qui sera conservé tout au long de la croissance verticale).

Au terme de leur développement, les septes majeurs se caractérisent alors par leur épaisseur importante et régulière depuis le bord périphérique jusqu'au voisinage du bord interne. Seule la bordure axiale est plus ou moins atténuée, mais toujours relativement brève.

Évolution microstructurale au cours de l'ontogenèse

Dans **les stades initiaux** du développement, le caractère microstructural essentiel

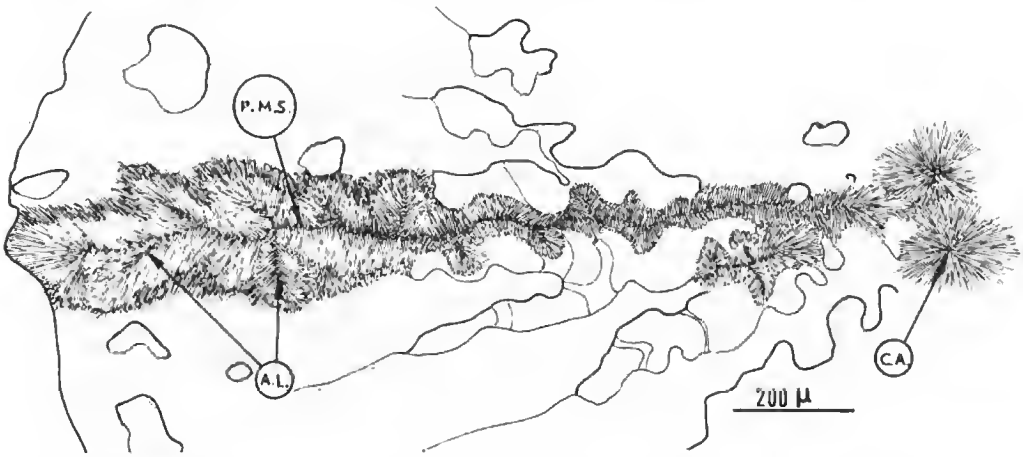

Fig. 3. — Microstructure d'une cloison majeure de *M. norica* Frech, en début d'ontogenèse.
A.L. : axes latéraux bien individualisés, insérés sur un plan médio-septal (P.M.S.), continu, irrégulièrement ondulé. C.A. : centres de convergence axiaux.

des cloisons est la continuité du tissu fibreux : les fibro-cristaux sont insérés à peu près normalement à un plan médian plus ou moins rectiligne. On ne peut y observer aucun indice de fragmentation en trabécules ou en épines septales : disposition encore très proche du type « fibreux-continu », car seules les sinuosités du plan médio-septal altèrent localement le parallélisme des fibres.

Cependant, dès ce stade, une ornementation vigoureuse est présente. Elle est formée selon un processus très constant : du plan médio-septal se détachent des axes courts à partir desquels rayonnent des fibres formant de volumineux granules, parfois très allongés. Ces prolongements axiaux sont présents sur l'ensemble de la lame radiaire, mais ils demeurent toujours peu denses et entièrement distincts les uns des autres. Ils sont naturellement bien plus apparents dans la région septale, où ils se détachent nettement dans la cavité générale, que dans les régions costales qui sont en contact par leurs faces latérales. Néanmoins, leur densité est à peu près constante (fig. 3).

Chez les septes majeurs, le passage du stade jeune à la **structure septale typique** est marqué par l'évolution suivante. On constate que les prolongements axiaux, tout d'abord peu abondants et irrégulièrement orientés, vont devenir de plus en plus nombreux, de telle sorte que leurs périphéries entrent en contact. Ils prennent de ce fait une orientation très régulièrement perpendiculaire à la direction générale du plan médio-septal, édifiant ainsi les septes très forts et d'épaisseur constante signalés dans l'analyse morphologique. Les figures de détail 4 b et c complètent l'interprétation de cette structure.

En figure 4 b, coupe transversale, les prolongements axiaux sont coupés longitudinalement, mais à des hauteurs légèrement différentes : en 1 et 2, à peu près exactement selon leur axe ; en 3 et 4, de façon parasaggitale, de telle sorte que l'axe de convergence n'est pas visible.

La section complémentaire 4 c (coupe longitudinale radiaire) coupe donc transversalement les axes des prolongements issus du plan médio-septal. On observe également leur disposition régulière (fig. 5 a et b).

Cette régularité dans la disposition des prolongements axiaux est en rapport avec l'évolution du plan médio-septal lui-même. Alors que dans les stades jeunes (fig. 3) les sinuosités qu'il décrit ne montrent pas de régularité, on constate qu'en figure 4 ils présentent alors une série de crêtes alternantes. En outre, on constate que c'est toujours à partir des crêtes du plan médio-septal que se détachent les prolongements axiaux.

On comprend dès lors les raisons de la disposition coordonnée en files et rangées révélées par les coupes longitudinales radiaires. Il suffit qu'à cette disposition en files, déterminée par les crêtes verticales que forme le plan médio-septal, s'ajoute une relative régularité dans la croissance verticale et l'émission des prolongements axiaux.

Ces crêtes alternes formées par le plan médio-septal déterminent encore un autre aspect fondamental de l'architecture des cloisons radiaires majeures. Comme les prolongements axiaux se détachent toujours des sommets des crêtes, il est clair que de part et d'autre du plan médio-septal, les files de prolongements axiaux alternent très régulièrement.

Le caractère tout à fait significatif de cette disposition apparaît nettement, de même que sa valeur systématique, si on la compare avec le trait fondamental de l'architecture septale des vrais *Montlivaltia*, qui sont caractérisés par une stricte opposition des structures de part et d'autre du plan médio-septal.

Ici la mise en place, de part et d'autre de la zone médio-septale qui dirige le phéno-

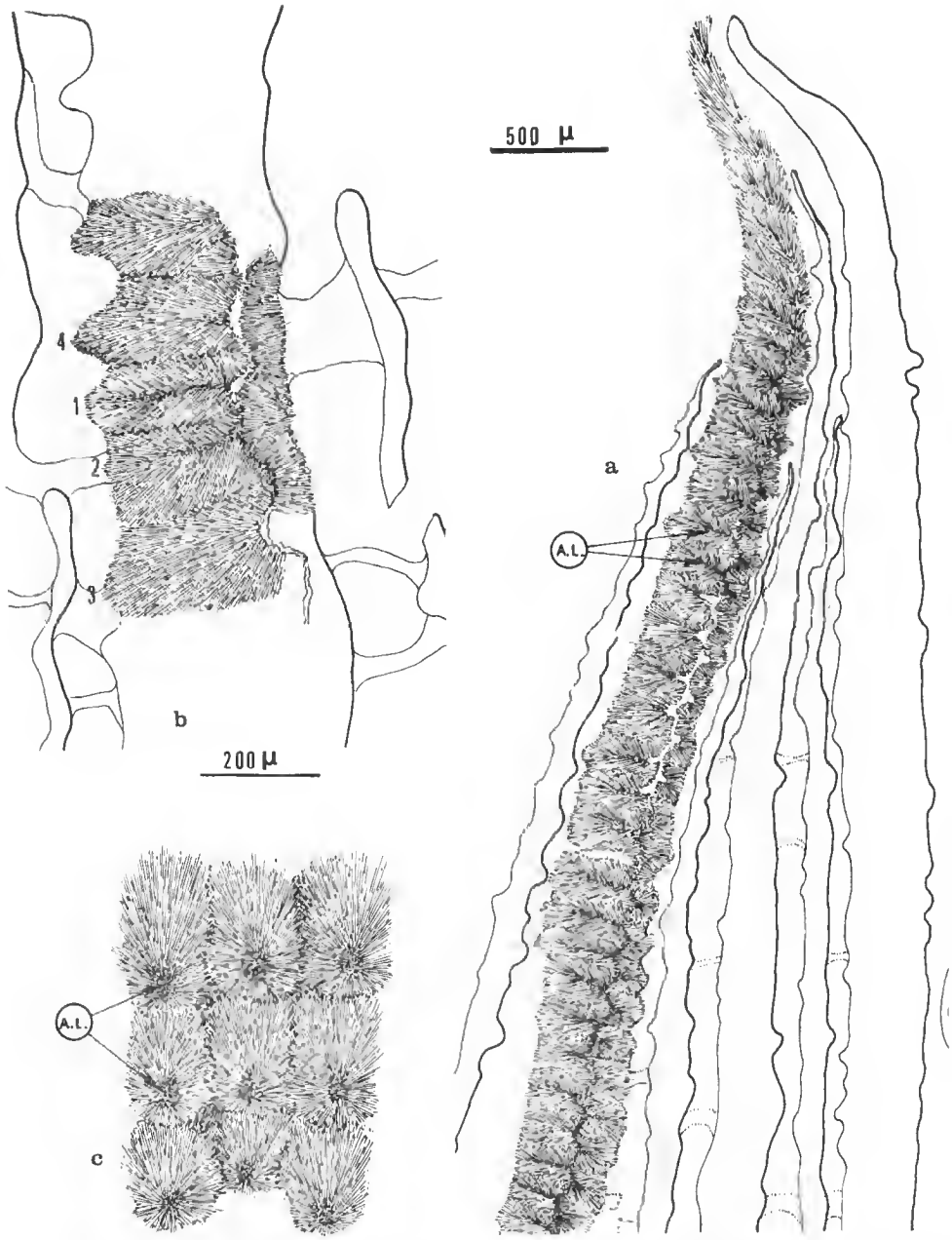

Fig. 4. — Microstructure d'une cloison majeure de *Distichophyllia* (*Montlivaltia*) *norica* (Frech), au terme de l'ontogenèse septale.

a : Région moyenne et bordure distale : axes latéraux (A.L.), très régulièrement insérés sur les crêtes de la zone médio-septale. b : Grossissement : coupe sagittale et parasagittale des sclérodermites latéraux (1-2 : axiale, 3-4 : parasagittale). c : Coupe longitudinale radiaire dans une cloison majeure ; les axes des sclérodermites latéraux sont coupés perpendiculairement (cf. également fig. 5 a, b, c).

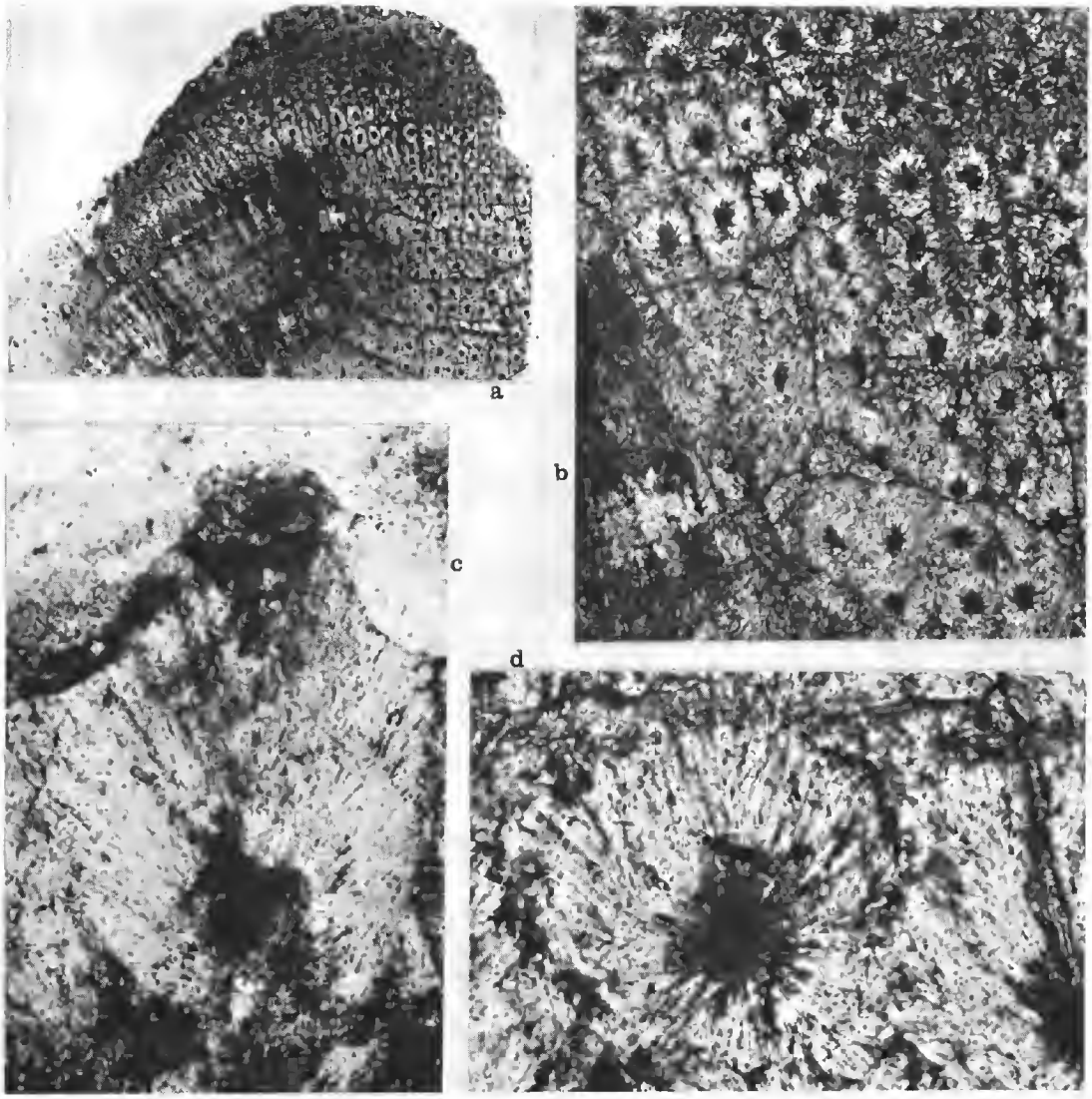

Fig. 5. — Structure septale de *Distichophyllia* (*Montlivaltia*) *norica* (Frech).
a : Coupe longitudinale radiaire dans une cloison majeure. Légèrement oblique par rapport au plan médio-septal, la coupe montre, à droite et en haut, les sclérodermites latéraux coupés transversalement. Dans la moitié inférieure gauche, la coupe passe par la zone médio-septale (13 ×). b : Alignement des sclérodermites latéraux insérés sur les crêtes de la zone médio-septale (60 ×). c : Sclérodermite latéral coupé axialement (légèrement oblique). Rapport avec la granulation latérale correspondante (430 ×). d : Coupe perpendiculaire à la précédente : donc longitudinale radiaire, perpendiculaire à l'axe du sclérodermite (430 ×).

mène, d'une double couche de prolongements axiaux accolés se fait selon un processus fondamentalement alterne. Cette disposition permet également de comprendre pourquoi l'ornementation paraît beaucoup plus développée dans les stades jeunes que dans les coupes plus élevées. Dans les premières sections, en effet, les granules (ou prolongements axiaux) sont isolés les uns des autres et se détachent entièrement de la paroi septale. Plus tard, par contre, accolés les uns aux autres, ils ne s'individualisent plus morphologiquement que par leurs terminaisons apicales qui forment les granules hémisphériques notés dans la description des caractères externes.

Remarque

Il est très fréquent d'observer chez les septes principaux une structure asymétrique. Les prolongements axiaux apparaissent alors très bien développés sur une des faces de la zone médio-septale, alors que, sur l'autre, ils ne s'individualisent que très peu ou sont même pratiquement inexistants. La structure histologique demeure alors de type fibreux continu, simplement affectée par les ondulations de la zone médio-septale. Comme élément pouvant servir à l'interprétation de cette disposition assez fréquente, on peut noter le fait que, lorsque ce phénomène affecte un élément radiaire, l'assymétrie demeure généralement constante tout au long de l'ontogenèse. Par ailleurs, l'irrégularité de cette disposition interdit de penser qu'il pourrait s'agir d'une réaction d'ensemble du polype à des conditions extérieures (éclairement ou direction de courants par exemple).

Le développement des septes d'ordre inférieur offre une certaine similitude avec celui qui vient d'être décrit à propos des éléments radiaires majeurs.

Leur principe de construction est en tous cas identique : on y observe toujours la zone médio-septale continue dont les inflexions régulières déterminent les crêtes verticales. Comme pour les septes majeurs, les prolongements axiaux se détachent du sommet des crêtes et sont orientés en direction normale à la cloison. Toutefois, dans la moitié interne de celle-ci, on observe en coupes transversales une inclinaison progressive des prolongements axiaux vers l'axe du polypier, en rapport avec l'infléchissement des crêtes vers l'intérieur.

Le point significatif caractérisant les septes mineurs est la lenteur de leur évolution structurale. En effet, bien que certains puissent atteindre des dimensions égalant en hauteur et longueur celles des septes majeurs, ils vont rester, du point de vue structural, à un stade assez voisin de celui que présentaient les cloisons majeures dans leurs stades initiaux.

Les prolongements axiaux issus des crêtes de la zone médio-septale n'atteindront pas en effet, chez les septes de second ordre, une densité suffisante pour édifier les deux couches compactes qui donnaient leur épaisseur et leur régularité aux septes principaux. Alors que ceux-ci avaient traversé très rapidement le stade « à prolongements axiaux distincts », les septes secondaires y demeureront durant toute la croissance du polypier, et de façon d'autant plus accentuée qu'ils appartiennent à des cycles plus tardifs.

Évolution des autres éléments structuraux au cours de l'ontogenèse : muraille et structure axiale

Dans les stades jeunes, les faces latérales des régions costales (très développées) entrent en contact et édifient une très forte muraille septothécale, encore renforcée par un dépôt secondaire de sclérenchyme.

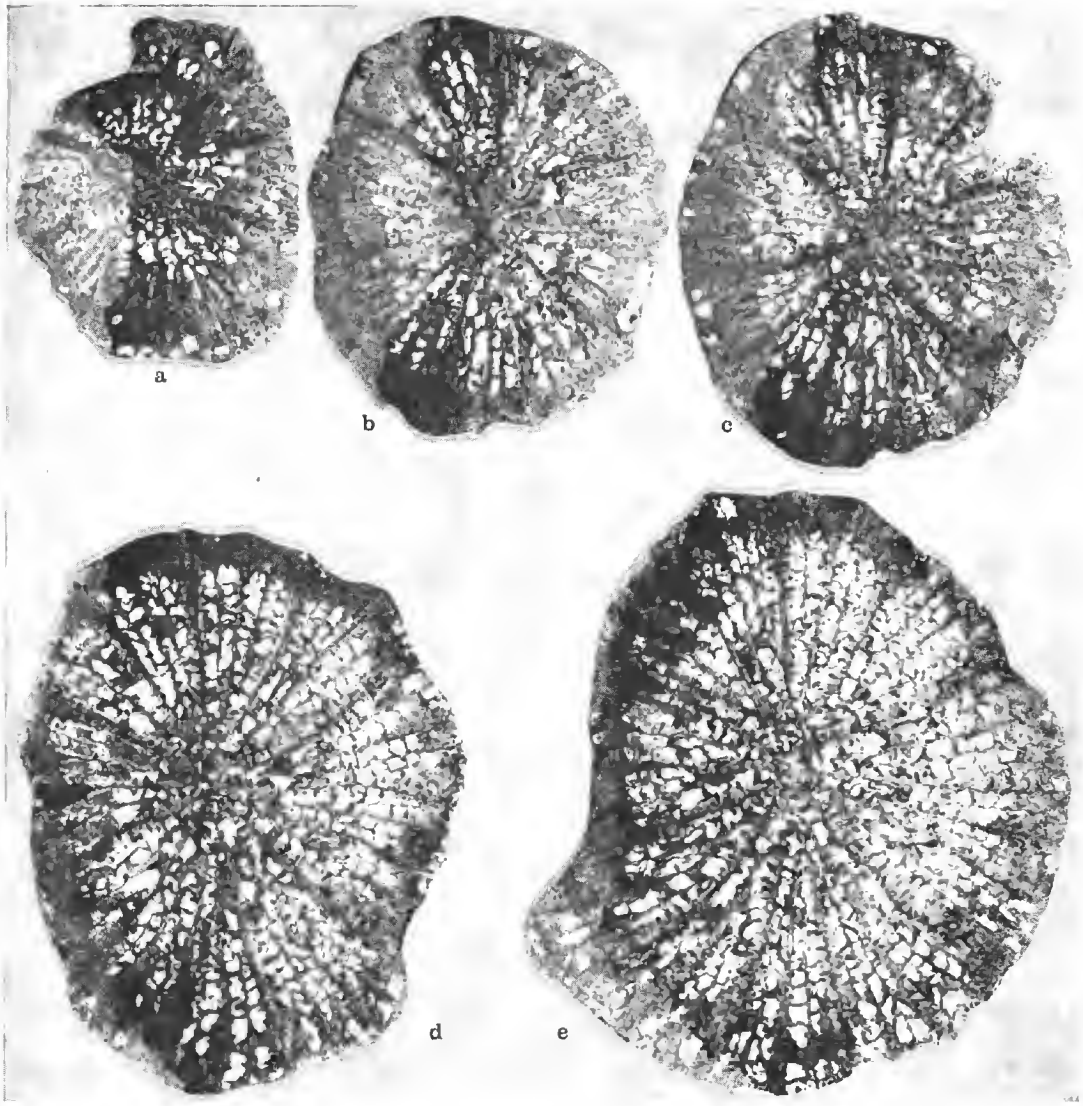

Fig. 6. — Stades ontogéniques initiaux de *Distichophyllia* (*Montlivaltia*) *norica* (Frech).
De a à e, simultanément : disparition de la structure axiale, acquisition de la structure typique des septes majeurs, modifications de la structure thécale (7 ×).

L'augmentation progressive des dimensions du polypiérite réduit rapidement l'importance relative de cette structure thécale. Elle est encore bien établie au stade représenté figure 6 e (diamètre 15 mm), mais montre déjà en quelques endroits la séparation totale des cloisons à leur bordure externe, état qui devient la règle dans les stades plus âgés. La

muraille devient alors purement épithécale : fine lame à striation concentrique reposant sur les bordures septales externes. Elle est pratiquement toujours érodée dans les thanatocoenoses de Fischerwiese.

Les stades jeunes font également apparaître une confluence très poussée des bords septaux internes en une structure axiale massive, dont certains centres de calcification semblent bien indépendants des cloisons. Très rapidement cette structure disparaît sans laisser de traces, sauf occasionnellement sur certains spécimens un aspect légèrement rhopaloïde des bordures internes. Rappelons que les structures columellaires compactes observées par Frech sur trois spécimens de sa collection n'ont jamais pu être retrouvées.

Position de ce type structural dans le genre *Montlivaltia*

Rappelons que les critères relatifs à la structure septale du genre *Montlivaltia*, tels qu'ils résultent des analyses d'Alloiteau (1957), Gill et Lafuste (1971), donnent une valeur prééminente à la disposition rigoureusement opposée des structures de part et d'autre du plan médio-septal. Les axes trabéculaires, parfaitement individualisés chez toutes les formes analysées, sont alignés dans ce plan. Les axes secondaires, issus de façon simultanée des axes trabéculaires principaux, définissent, pour chacune d'elles, un plan perpendiculaire au plan médio-septal.

C'est dans ce plan que vont se développer les carènes, qui demeureront opposées tout au long de l'ontogenèse. Si l'on accepte l'interprétation qui a été proposée (p. 300) au sujet des « trabécules composées » de J. Alloiteau (terme que ne reprennent pas Gill et Lafuste), on aboutit à une reconstitution très claire de la structure septale des *Montlivaltia* vrais.

En nous plaçant au même niveau d'analyse, la comparaison avec les structures qui viennent d'être décrites chez *Montlivaltia norica* fait apparaître un tout autre phénomène. Ici le caractère dominant est au contraire l'alternance des éléments structuraux d'une moitié à l'autre de la même cloison. Nous avons vu comment ce phénomène était gouverné par la mise en place préalable d'une zone médio-septale continue ; on n'observe rien d'équivalent chez les *Montlivaltia* vrais, où, dès la bordure distale, les axes trabéculaires sont parfaitement isolés (puisqu'ils aboutissent au sommet des épines de cette bordure).

Il est donc possible de dire qu'il n'y a pas d'axe trabéculaire proprement dit chez *M. norica*. Les seuls axes, au sens propre du terme, sont ceux des prolongements latéraux qui se terminent dans les granules ornant les faces septales. Ils sont évidemment homologues des granules (ou « expansions latérales ») de *M. caryophyllata*, mais leur disposition, leur rôle microstructural et surtout leur origine sont entièrement différents.

Alors que chez *M. caryophyllata*, les axes trabéculaires dirigent l'ontogenèse septale, ce sont les crêtes formées par les inflexions de la zone médio-septale qui jouent ce rôle chez *M. norica*.

La mise en évidence de différences structurales aussi nettes justifie évidemment le retrait de l'espèce *norica* du genre *Montlivaltia* dans lequel elle était jusqu'à présent placée (cf. p. 317, proposition de terme générique).

Formes affines des Dolomites

Les gisements des Dolomites contiennent un type structural non isolé par les anciens

auteurs, mais dont les caractères imposent le rapprochement avec *M. norica* tel qu'il vient d'être analysé.

Morphologie septale

Ornementation latérale. — Ces polypiers de taille moyenne possèdent des éléments radiaires entièrement compacts dont les faces latérales montrent très visiblement (fig. 7 a) une ornementation de granules alignés verticalement. Ces granules ne sont pas exactement sphériques, mais présentent un axe d'allongement oblique, de sorte que deux granules consécutifs sont réunis par une crête atténuée mais bien visible.

Cette ornementation suggère évidemment une similitude du morphotype en question avec le genre *Montlivaltia*, tel qu'il est décrit dans l'introduction de ce chapitre, à la suite des travaux d'Alloiteau, Gill et Lafuste.

Bordure distale. — Cette hypothèse se trouve immédiatement infirmée par l'examen de la bordure distale des cloisons, qui se présente comme une ligne très régulièrement en zigzag, dont chaque ondulation donne naissance à une crête verticale (fig. 7 b). L'écarte-

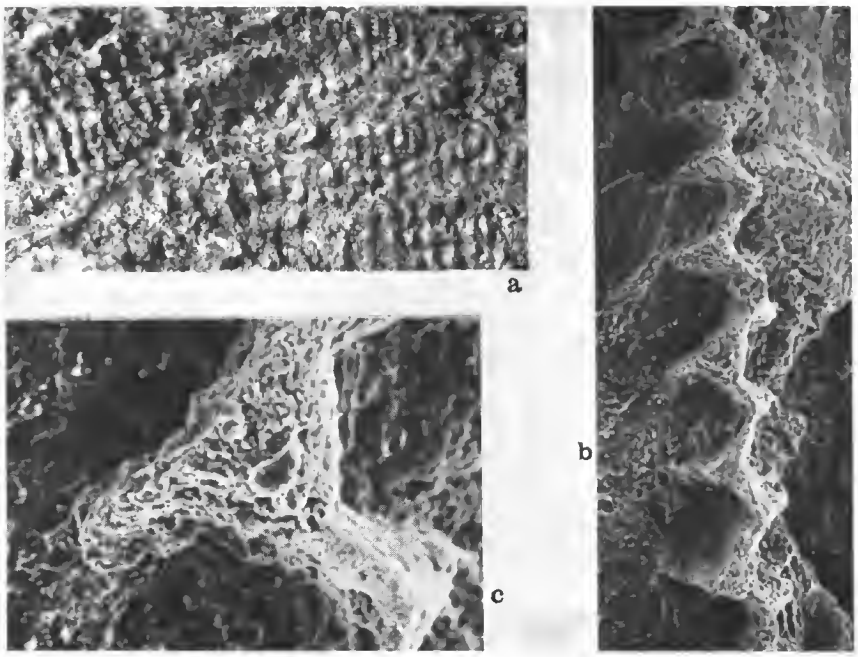

Fig. 7. — Ornementation latérale des cloisons et morphologie du bord distal chez un *Distichophyllia* des Dolomites.
a : Face latérale : files verticales de granules en disposition sub-cariniformes (10 ×). b : Bordure distale. Structure fondamentalement alterne des crêtes verticales issues du bord distal régulièrement plissé. L'écartement de deux crêtes voisines (d'un même côté) est le même que celui de deux rangées voisines en a (60 ×). c : Crête de la zone médio-septale (180 ×).
Toutes ces vues sont prises sur le même spécimen.

ment de deux crêtes voisines d'un même côté de la cloison est exactement celui de deux rangées verticales de granules latéraux, et il est aisé de vérifier que ceux-ci apparaissent bien, en effet, sur les crêtes issues de la bordure septale.

L'importance de cette observation, du point de vue systématique, s'avère évidente si l'on rappelle que les auteurs récents ont insisté sur le caractère parfaitement symétrique des carènes chez les *Montlivaltia* vrais. Or, la bordure distale observée ici (fig. 7 b) matérialise tout à fait l'hypothèse d'une zone médio-septale en zigzag telle qu'on avait pu la reconstituer chez *M. norica*, où l'état des spécimens n'avait pas permis de l'observer directement.

Ce morphotype des Dolomites (Sett-Sass) montre à l'évidence le caractère parfaitement alterne des structures septales de part et d'autre d'une même cloison, tout à fait contraire à l'exacte opposition qui caractérise les vrais *Montlivaltia*.

Microstructure septale

Les coupes longitudinales apportent deux renseignements complémentaires.

Elles confirment le schéma structural reconnu ci-dessus en mettant en évidence l'existence de systèmes libreux divergents dont les zones axiales ont le même écartement que celui des crêtes septales.

La figure 8 b montre quatre de ces systèmes, que l'on pourrait de prime abord assimiler à des trabécules parfaitement centrées, coupées selon leur axe. Les coupes longitudinales montrent qu'en fait il s'agit des sections longitudinales des crêtes dont le développement est tel (à ce stade de l'ontogenèse) que les fibres issues des crêtes voisines entrent en contact et édifient une cloison compacte qui masque complètement les crêtes en zigzag dont elles sont issues. Il importe de préciser que l'ensemble de ces coupes a naturellement été réalisé sur le même spécimen, de façon à éviter toute ambiguïté.

Ces coupes longitudinales montrent également que la différenciation des granules septaux est tardive. En effet, ces derniers, qui doivent apparaître comme des éléments fibroradiés sur les coupes longitudinales radiaires (cf. *M. norica*, p. 310, fig. 5 a et b), sont pratiquement absents ici sur les sections examinées, alors qu'on les observe nettement dans l'espace interseptal (fig. 7 a).

On peut naturellement opposer cette disposition au schéma structural réalisé chez *M. norica*, où la dissociation en axes courts est très marquée et précoce ; c'est la présence de ces axes bien individualisés qui donne aux sections longitudinales radiaires la très nette coordination orthogonale représentée figure 5 b. (Rappelons que c'est également par cette différenciation précoce et poussée des sclérodermites latéraux qu'est réalisée la quasi-totalité de la structure septale, masquant complètement les angulations de la zone médio-septale.)

Terminologie

Il est donc nécessaire de distinguer très nettement l'ornementation du bord distal et des régions avoisinantes, de celle des faces latérales proprement dites. Celles-ci peuvent, en effet, présenter un tout autre caractère que, seule, la reconstitution de l'ontogenèse septale permettra de comprendre.

Ainsi, pour *Montlivaltia norica* et la forme voisine qui vient d'être décrite, on peut

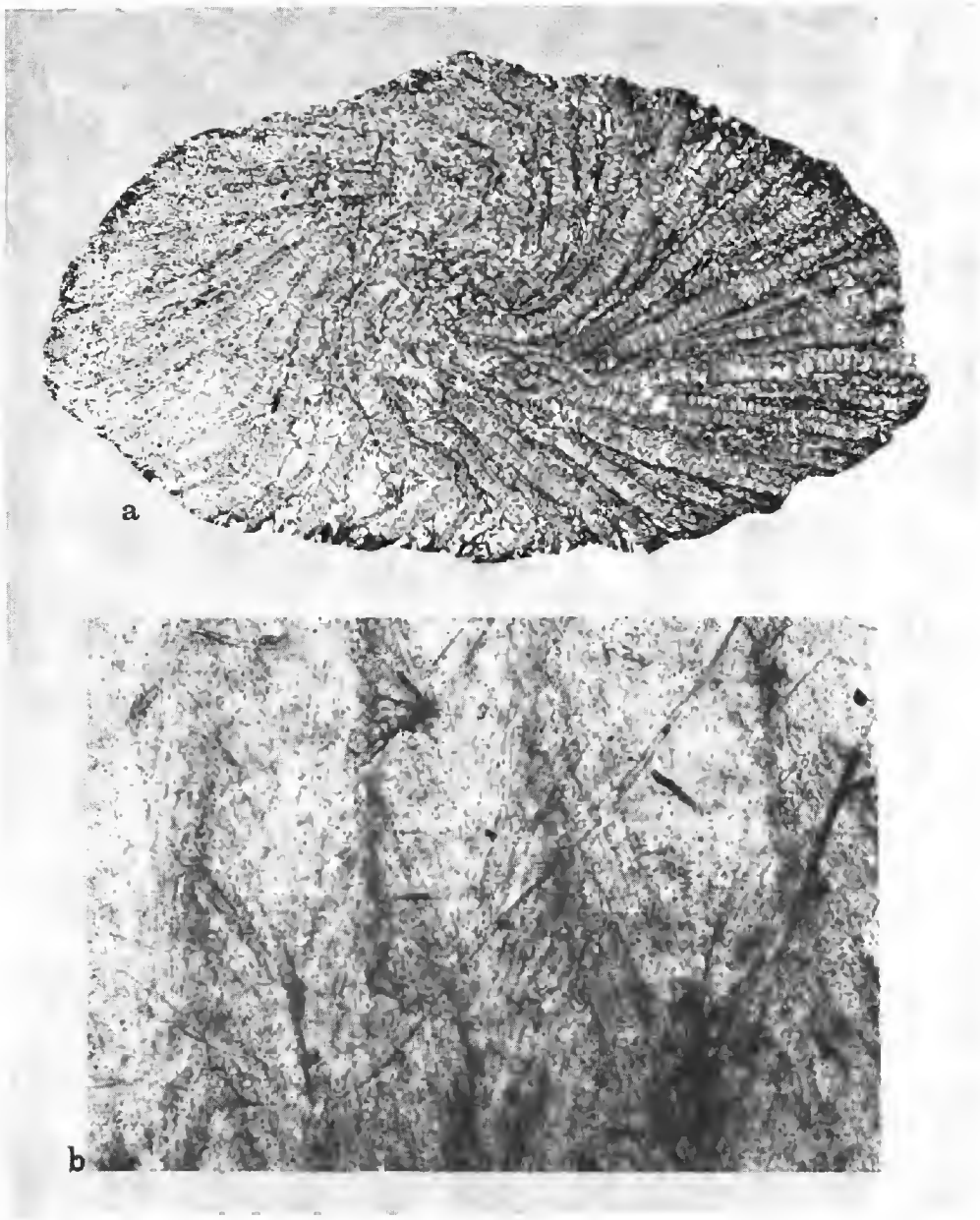

Fig. 8. — Coupe transversale et longitudinale. (Même spécimen que fig. 7.)
a : Structure septale en centres de convergence dont l'écartement correspond à celui des granules latéraux. b : Coupe longitudinale radiaire. L'écartement des pseudotrabécules est exactement celui de deux crêtes consécutives de la bordure distale.

envisager de nommer carènes primaires les crêtes issues des ondulations régulières de la zone médio-septale.

Dans les deux formes étudiées ci-dessus, les carènes primaires commandent l'édification de la structure septale, mais peuvent très bien se trouver complètement masquées par l'évolution de celle-ci, et ne plus apparaître sur les faces latérales.

Rapports et différences

A partir des carènes primaires, qui forment la base structurale commune des deux formes qui viennent d'être successivement décrites, il est possible d'établir entre elles la distinction suivante :

— Chez *M. norica*, les inflexions relativement peu accentuées de la zone médio-septale se résolvent immédiatement en axes courts, entraînant la disparition complète et rapide de la structure primaire, masquée par le développement des sclérodermites jointifs.

— Chez le second type décrit, les vigoureuses carènes correspondant aux inflexions très accusées de la bordure distale conservent longtemps leur rôle structural proprement dit. Constituant l'essentiel des cloisons, elles ne se dissocient que tardivement en axes courts générateurs de granules, ceux-ci ne représentant donc qu'une faible part de la structure septale.

Compte tenu de ces faits, trois observations taxinomiques s'imposent :

— Il est clair que malgré l'alignement des granules latéraux formant des carènes verticales, la structure septale fondamentalement alterne des spécimens des Dolomites ne permet pas plus que pour *M. norica* leur classement dans le genre *Montlivaltia* tel qu'il est actuellement défini (cf. ci-dessous, proposition de terme générique).

— En revanche, les similitudes déjà notées avec *M. norica* Frech permettent de penser qu'un classement dans un terme générique unique rendrait compte au mieux des affinités structurales de ces deux ensembles.

— Enfin, à l'intérieur de ce genre, dont la proposition est formulée ci-dessous, le plus ou moins grand degré de dissociation des carènes primaires en axes courts générateurs de sclérodermites représente un caractère discriminant très net.

Si l'on tient compte de l'intervalle chronologique séparant ces deux formes (Rhétien pour *M. norica* et Ladino-Carnien pour la forme des Dolomites), on peut naturellement envisager d'interpréter les différences structurales observées comme le résultat d'un processus évolutif unique : l'accentuation de la dissociation des carènes primaires en axes courts, latéraux, phénomène devenant ontogénétiquement de plus en plus précoce, au point de finir par donner aux sclérodermites formés par ces axes le rôle essentiel dans la morphogenèse septale.

Les deux groupes de spécimens qui illustrent la progression de ce processus probablement continu doivent être désignés par deux termes spécifiques différents. Il est non moins clair que les recherches ultérieures devraient établir entre eux une série dans laquelle les subdivisions deviendront difficiles.

Propositions taxinomiques

Il est proposé de réunir sous le nom de *Distichophyllia* n. gen., avec comme espèce-type *D. norica* (Frech), les polypiers dont la structure septale est la suivante :

— L'ontogenèse des cloisons majeures débute par la mise en place, à la bordure distale, d'une lame fibreuse continue, présentant des ondulations génératrices de crêtes verticales disposées en système divergent simple.
— A partir des crêtes de cette lame initiale, se différencient des axes courts, de direction perpendiculaire, en principe, au plan médio-septal, formant des files divergentes de granules latéraux (fig. 9).

Autres caractères génériques : bordures axiales et périphérique demeurant libres (sauf dans les stades ontogéniques précoces) ; structure thécale uniquement épithécale (en excluant également l'apex, où une forte muraille septo-thécale est présente).

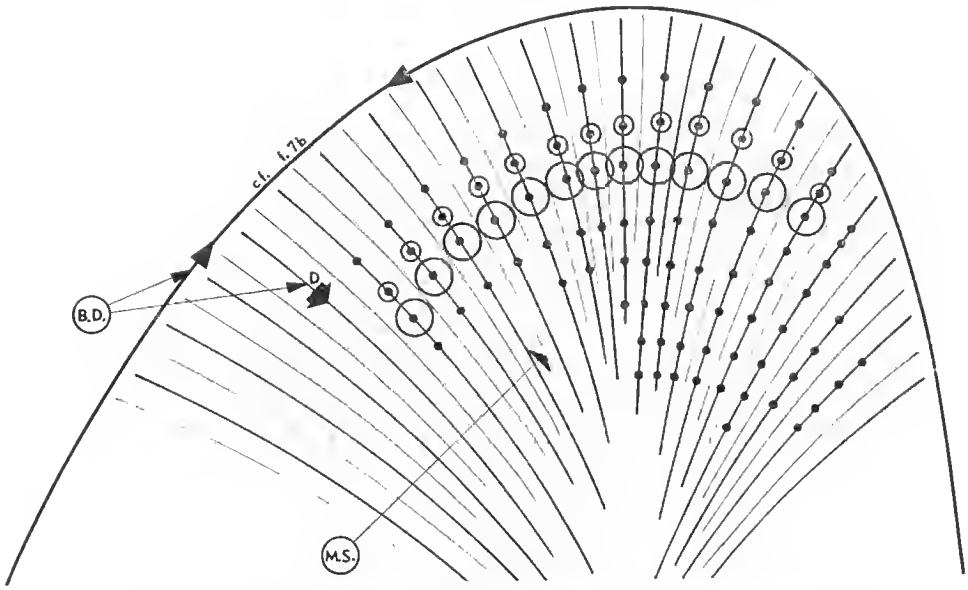

Fig. 9. — Schéma récapitulatif de la structure du genre *Distichophyllia*.
B.D. : bordure distale. Les crêtes latérales y sont visibles (cf. fig. 7 b) ; D. : différenciation progressive des sclérodermites latéraux ; M.S. : zone médio-septale.

Montlivaltia capitata Münster, 1839

P. 34, pl. 11, fig. 6.

Autre forme très importante (mais plutôt par le rôle qu'elle joue dans la systématique que par son abondance), *M. capitata* fait partie des dix termes créés par Münster tout à fait à l'origine de l'étude des Madréporaires triasiques. L'original figuré est conservé à la Bayerische Staatssammlung de Munich sous le n° As VII 301.

La connaissance précise de ce spécimen (cf. p. 322 : microstructure), la concordance des conceptions des auteurs successifs au sujet de ce terme spécifique en font une des formes prêtant le moins à équivoque parmi la faune de Saint-Cassian.

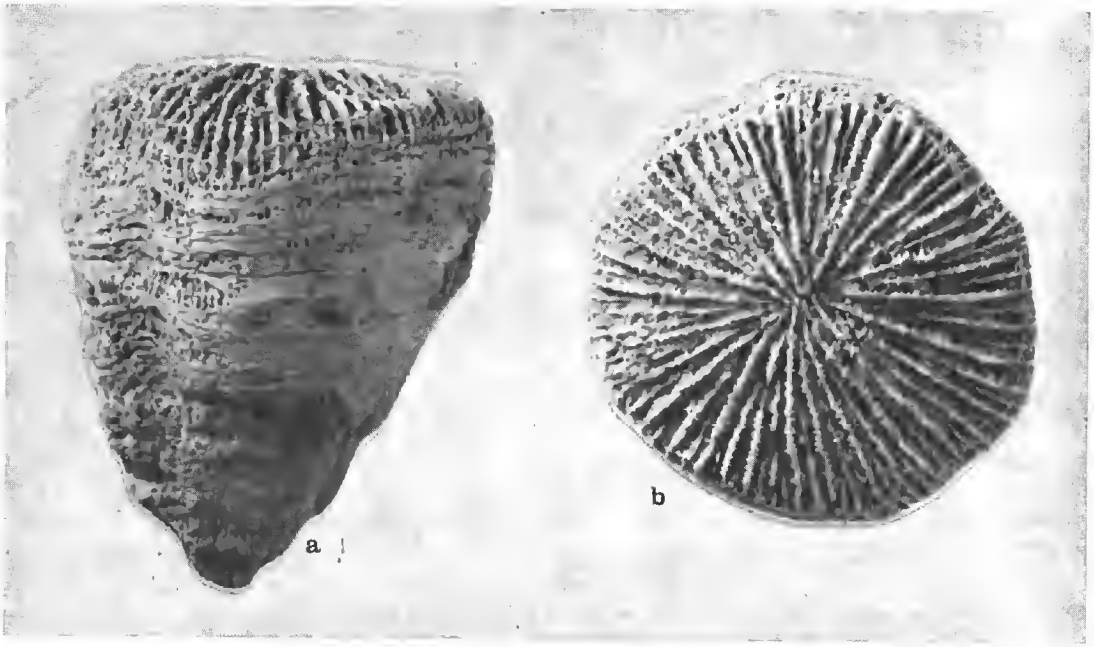

Fig. 10. — *Montlivaltia capitata*. Topotype du Sett-Sass (3 ×).
a : Vue latérale. b : Face orale : bordure distale rectiligne, différenciation précoce de forts granules latéraux.

Morphologie

Il me semble pas utile de rappeler ici la description originale extrêmement succinte et limitée à des remarques de médiocre intérêt. Seule la présence du spécimen-type dans les collections a permis d'identifier les nouveaux spécimens.

Cette espèce édifie un polypier simple, turbiné, de taille moyenne (diamètre 13 mm), fixé par une base étroite. Une épithèque fortement striée repose sur le bord externe des cloisons. La face calicinale régulièrement convexe présente une dépression centrale peu accentuée, dépourvue de toute structure axiale apparente (fig. 10).

Les cloisons sont entièrement compactes, rectilignes, et leurs bordures distales très fines révèlent sur les faces latérales une forte ornementation de granules arrondis et élevés (150 à 200 μ de hauteur). Ces granules ne présentent pas d'arrangement très caractéristique ; seule une vague disposition en rangées courbes parallèles aux bords distaux peut être décelée.

Ces granules apparaissent d'autant plus importants que la cloison elle-même est extrêmement mince dans sa région distale ; elle constitue alors une fine lame dont la bordure est tout à fait continue (fig. 10 b et 11 a). Il n'y a donc pas d'armature distale proprement dite : les éléments ornementaux apparaissent immédiatement en direction latérale.

Cet aspect des bordures septales est en contradiction apparente avec les figures obtenues en sections transversales dans les régions plus âgées du polypier : les éléments radiaires apparaissent alors comme des cloisons très fortes, assez régulièrement fusiformes (cf. fig. 11 b et 12 b : original de Münster). Sur ces sections, l'ornementation n'est que très peu appa-

rente ; seules les bordures externes et internes montrent parfois, sous une forme très atténuée, l'ornementation granulaire qui était si caractéristique à la bordure distale.

Les indications morphologiques concernant les autres éléments structuraux ne fournissent aucune donnée particulièrement intéressante :

— La muraille est une épithèque mince, reposant sur les bords externes très aigus des cloisons. Elle est presque entièrement disparue sur le spécimen original de Münster, qui a été beaucoup plus érodé que le topotype représenté ici (fig. 10 a et b).

— On n'observe par ailleurs aucune trace d'édification d'une structure axiale, même dans les stades jeunes. A signaler toutefois un aspect assez nettement rhopaloïde des bordures internes des septes principaux, qui peuvent occasionnellement entrer en contact.

— L'endothèque, exclusivement dissépimentaire, régulière et assez peu dense, ne présente elle non plus aucune disposition particulière.

Au total, donc, une forme très peu caractérisée du point de vue morphologique.

Microstructure septale

L'analyse de la structure septale du spécimen de Münster n'a pu être faite qu'à partir d'une seule coupe transversale prélevée assez près de l'apex ; la section compte seulement une quarantaine de cloisons. La figure 12 b, qui représente l'une d'entre elles, montre une série de centres de convergence de taille irrégulière, en disposition apparemment indépendante. On n'observe, en effet, aucune « structure directrice » comparable à celle qui fournissait le schéma structural des éléments radiaires de l'espèce précédente.

En outre, ces centres de convergence sont totalement recouverts et englobés dans un tissu secondaire très développé dans les régions moyennes des cloisons. Il y masque complètement la présence des centres de convergence, dont on comprend alors qu'ils n'apparaissent plus que vers les bordures internes et externes (et encore sous une forme atténuée). C'est évidemment ce tissu qui donne aux cloisons leur aspect régulièrement fuselé.

Les coupes longitudinales apportant les compléments indispensables à l'interprétation de la structure septale ont été obtenues sur le topotype représenté figure 10. L'apex a été entièrement débité en sections sériées, de façon à comparer les structures septales des deux spécimens au même stade ontogénique (environ 40 cloisons), et confirmer ainsi leur similitude morphologique.

Les coupes tangentielles montrent une série de centres de convergence nettement distincts, en succession verticale irrégulière, et plus ou moins bien différenciés du sclérenchyme diffus déjà observé en coupe transversale. Quelle que soit la région septale abordée (zone moyenne ou bordure), on n'observe pas d'axe vertical continu permettant l'interprétation de ces cloisons en fonction du schéma trabéculaire habituel.

Les coupes longitudinales radiaires fournissent, au contraire, un schéma interprétatif très clair (fig. 11 d et 12 a). Les centres de convergence y montrent une disposition quinconciale régulière d'axes obliques par rapport au plan médio-septal. Cette obliquité, établie par l'aspect légèrement dissymétrique des sections, explique l'irrégularité de la disposition observée en coupe transversale.

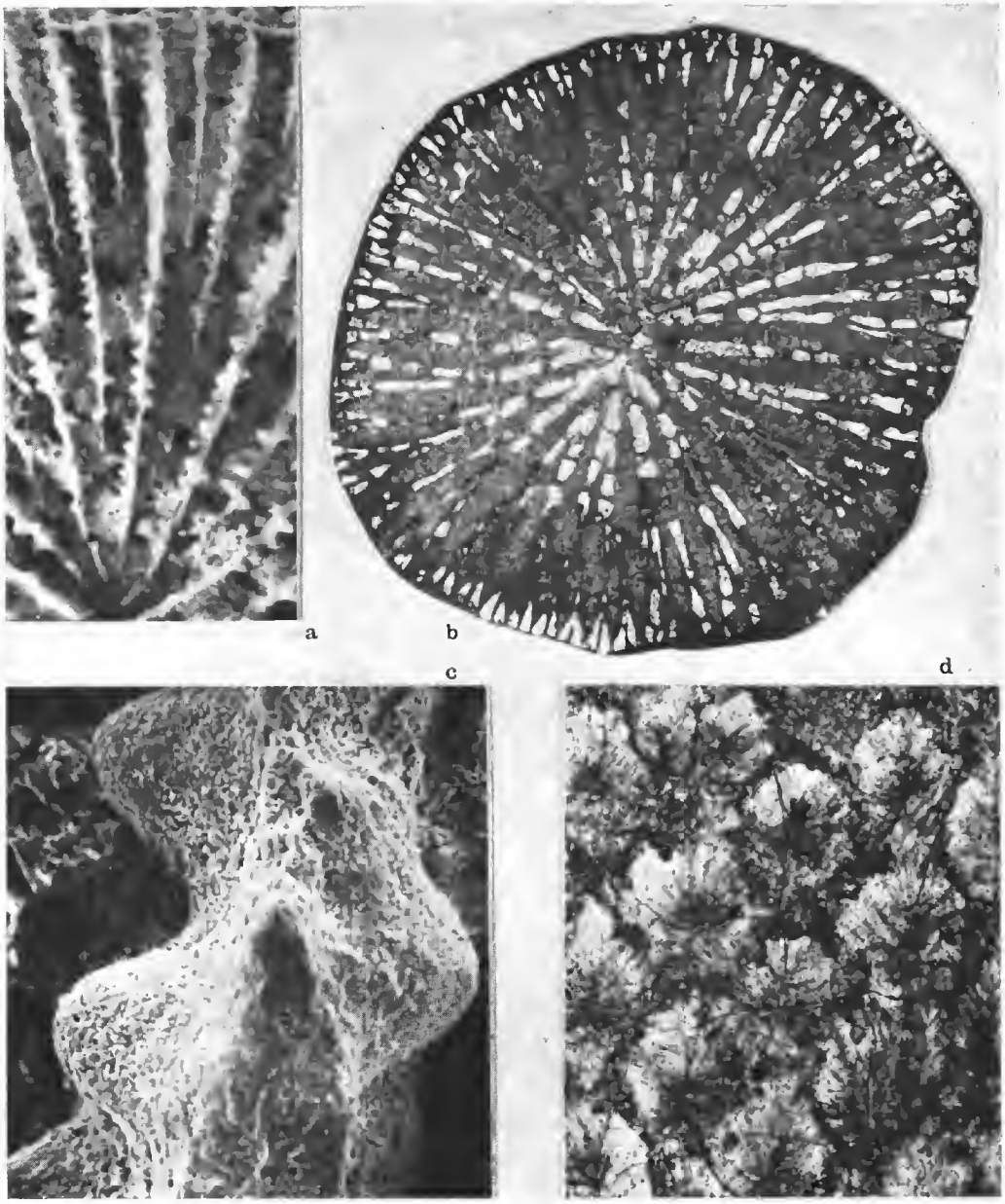

Fig. 11. — *Montlivaltia capitata* Münster.
a : Armature des cloisons : aspect rectiligne de la bordure distale (9 ×). b : Section transversale du topotype en fin d'ontogenèse. Cloisons régulièrement fuselées, ornementation latérale inapparente (8 ×). c : Granules latéraux (120 ×). d : Coupe longitudinale radiaire. La mise en place des sclérodermites en rangées successives alternes produit une structure septale en quinconce (50 ×).

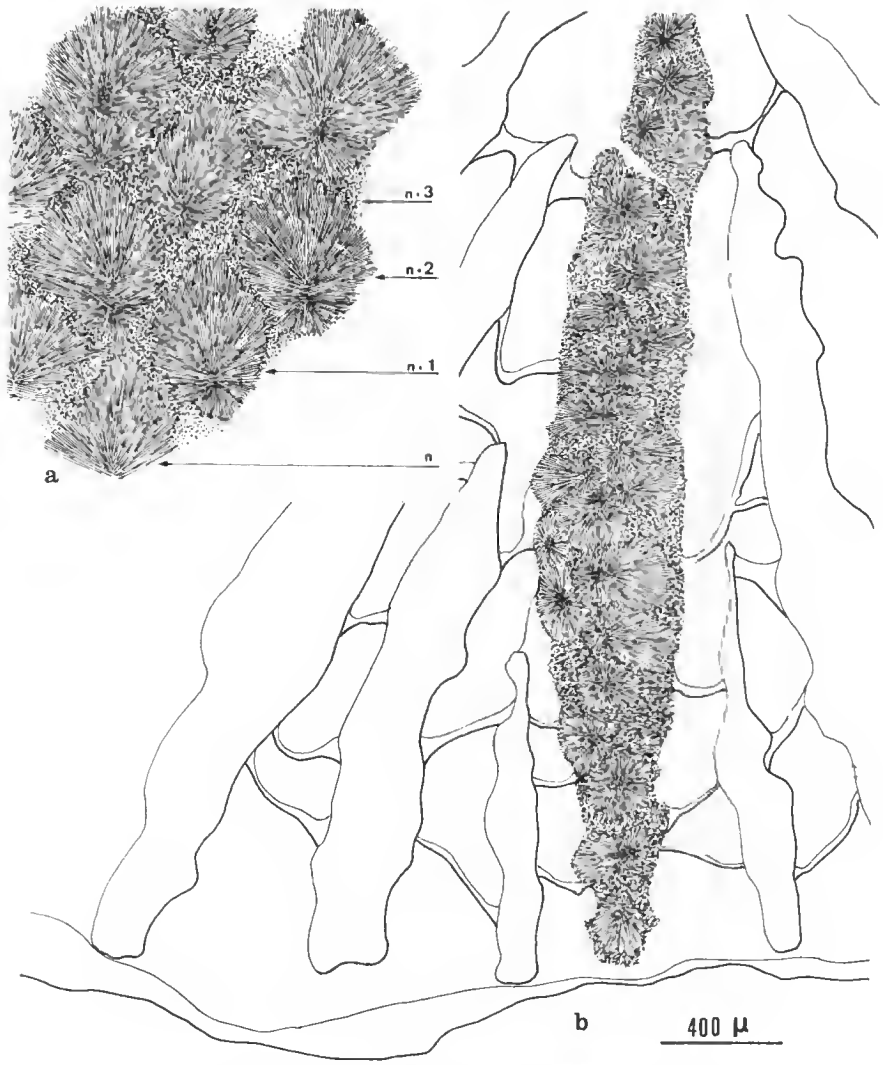

Fig. 12. — *Montlivaltia capitata* Münster.
a : Disposition quinconciale des sclérodermites dans une cloison majeure (60 ×). n, n + 1... n + 3 : rangées alternes successives. b : Section transversale radiaire du type de Münster. (As VII 301-Bayer. Staatssam. Munich.) Stade jeune (40 cloisons). Cette section de référence a permis l'identification précise du topotype représenté figure 10 (50 ×).

Interprétation

L'observation de la morphologie du bord distal nous a montré la mise en place très rapide de volumineux éléments piriformes dont la partie distale forme les très forts granules des faces septales (cf. fig. 11 e). La réunion des renseignements tirés des coupes dans les deux autres plans montre que ces éléments sphérolitiques sont quasi totalement indé-

pendants l'un de l'autre : leur jonction n'est assurée que par la très fine lame rectiligne continue du bord distal.

L'élification des cloisons de cette espèce peut donc être conçue comme le résultat de l'adjonction continue au bord distal de sclérodermites bien définis. Les coupes longitudinales radiaires ont montré que ces sphérolites dissymétriques n'ont pas la disposition incohérente qu'ils montrent en coupe transversale ; chaque niveau est en alternance par rapport au précédent (cf. fig. 12 a). (Il est compréhensible que cette disposition régulière n'apparaisse pas en coupe transversale car ces rangées successives ont évidemment la même courbure que le bord distal : les sclérodermites observés dans le plan de coupe ne sont donc pas synchrones.)

Les centres de ces éléments, tels qu'on pouvait les observer en coupe transversale, ne sont donc pas les sections d'axes verticaux continus en série linéaire : le schéma trabéculaire classique n'est pas applicable aux cloisons de ce polypier.

Structuralement, ces sclérodermites ne sont toutefois pas complètement isolés les uns des autres. On observe fréquemment sur les coupes longitudinales tangentielles une très fine zone médio-septale verticale, établissant une continuité entre les sphérolites successifs. Cette zone représente la bordure distale continue, mise en place la première au cours de l'ontogenèse septale, et englobée par les sclérodermites au cours de leur différenciation. Rappelons également que ces sclérodermites vont eux-mêmes être recouverts par un tissu secondaire, mis en place par l'ectoderme reposant sur les faces latérales, de sorte qu'ils n'apparaîtront plus morphologiquement.

Position de ce type structural dans le genre *Montlivaltia*

Historique

Après sa création par Münster, l'espèce *M. capitata* fut reprise par Laube (1865 : 247, pl. III, fig. 1). La très bonne figuration de cet auteur fait apparaître un spécimen conforme aux indications ci-dessus. Qui plus est, les collections du Geologische Bundesanstalt conservent, sous le nº 4437, l'échantillon original de Laube, dont l'examen confirme la similitude avec le type de Münster. Par contre, Laube figure en 1a de la même planche un spécimen trochoïde subcylindrique dont l'appartenance au même genre est très improbable, en raison de la morphologie régulièrement infundibuliforme du plateau calicinal.

Volz (1896 : 46) maintient cette espèce dans le genre *Montlivaltia*, lui attribuant une particulière importance en la prenant comme exemple d'un groupe d'espèces (sous-genre *Margarophyllia*) qui « réunit des *Montlivaltia* dont les septes sont édifiés par deux rangées alternes de trabécules idiomorphes. Les trabécules sont disposés en système divergent ».

On peut évidemment observer que cette définition suffit à exclure du genre *Montlivaltia* les formes qui posséderaient cette structure.

En 1921, Diener fixe *Montlivaltia capitata* comme type du sous-genre *Margarophyllia*, sans en donner de révision structurale. Or, les éléments microstructuraux mis en évidence ci-dessus fournissent des critères de différenciation très nets entre cette forme et *Montlivaltia caryophyllata*, tel qu'il est connu depuis les plus récentes études (cf, p. 301). On n'observe ici aucune trace d'axe vertical continu, ni de carènes sur les faces latérales des septes.

En conclusion, le terme *Montlivaltia* n'est donc plus susceptible de désigner un polypier dont la structure septale est celle de *M. capitata* Münster.

Le terme *Margarophyllia* prend un rang générique, mais sa diagnose doit être modifiée en fonction de la structure septale de l'espèce-type, sur la validité de laquelle il n'existe aucune ambiguïté.

Proposition taxinomique

Le genre *Margarophyllia* Volz, 1896 (espèce-type *Montlivaltia capitata* Münster, 1839) réunit des polypiers solitaires dont les critères de microstructure septale sont les suivants :

— Cloisons compactes, édifiées par des sclérodermites distincts, dont les axes courts plus ou moins obliques par rapport au plan septal déterminent de forts granules sur les faces latérales.

— Ces sclérodermites sont mis en place par rangées successives, prenant de ce fait une disposition alterne dans le plan vertical.

— Les sclérodermites demeurent toujours distincts, ne formant ni carène verticale, ni crêtes horizontales.

— La microstructure septale est complétée par le dépôt d'un sclérenchyme secondaire qui fait progressivement disparaître l'ornementation des faces latérales en recouvrant les sclérodermites, donnant aux sections transversales des cloisons un aspect régulièrement fuselé.

Autres caractères notables de l'espèce-type : absence de structure axiale, malgré le contact des bordures internes légèrement rhopaloïdes ; muraille épithécale extrêmement fine.

Affinités avec les formes précédemment décrites

La comparaison avec *Distichophyllia* (*Montlivaltia*) *norica* (Frech) ne met en évidence, du point de vue structure septale, qu'un seul élément de similitude : la présence d'axes latéraux courts, de direction perpendiculaire ou oblique au plan septal, qui jouent un rôle important dans l'édification des cloisons par le volume des sclérodermites auxquels ils donnent naissance.

Les schémas structuraux concernant l'origine et la disposition de ces axes latéraux dans les deux termes sont néanmoins si différents qu'une séparation d'ordre générique ne représente qu'une distinction minimale.

— Chez *Distichophyllia norica*, ces sclérodermites édifient une double couche de part et d'autre d'une zone médio-septale plissée, dont les crêtes servent de point d'insertion aux axes latéraux.

— Chez *Margarophyllia capitata*, la zone médio-septale demeurant rectiligne et toujours très mince, ces sclérodermites sont mis en place dans un seul plan, donnant par leur disposition alterne des éléments radiaires à structure en quinconce (fig. 11 d).

Ce type structural apparaît également entièrement différent de ceux qui ont été décrits dans la première partie de cette étude (cf. Cuif, 1972 : 288), de telle sorte qu'il devrait occuper dans la systématique un rang plus élevé que celui qu'il avait dans les anciennes classifications.

Montlivaltia crenata Münster, 1839

P. 35, pl. II. fig. 11.
= *Margarophyllia crenata* in Volz, 1896 : 49, pl. III, fig. 6-11.

Diagnose originale

« Polypier circulaire... Calice fortement convexe, en coupole, avec une dépression étroite au centre. Nombre des septes inférieur à la moitié de celui de l'espèce précédente (*M. granulosa*), mais encore supérieur à 100. Septes à bord distal étroitement crénelé, se rapprochant par là de *M. granulata*. »

De cette brève description, les notations les plus utiles concernent la morphologie du bord distal, à convexité régulière et forte, présentant en outre une ornementation très développée : le terme crénelé, employé par l'auteur initial, est relativement précis à cet égard.

Abandonné par Klipstein (1843), le terme fut repris par Laube (1865 : 249, pl. III, fig. 10), mais les indications fournies par ce dernier auteur n'améliorent guère la connaissance de l'espèce.

Volz (1896 : 49, pl. III, fig. 6-11) n'étudie pas non plus la structure de l'holotype : les nombreux et très divers spécimens qu'il range sous ce terme manifestent d'évidentes dissemblances.

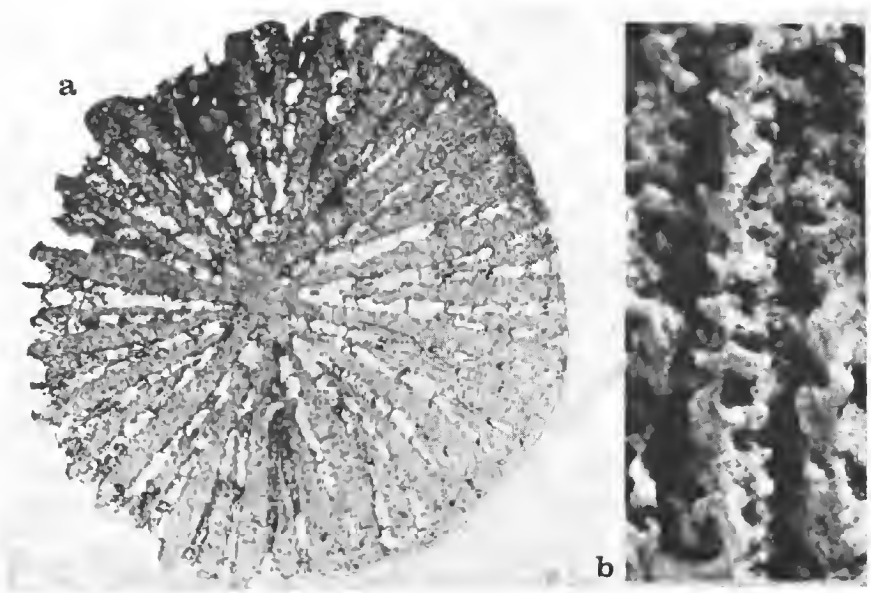

Fig. 13. — *Montlivaltia crenata* Münster.
a : Coupe transversale (10 ×). b : Bordure distale : aspect crénelé typique. Les axes irrégulièrement orientés des sclérodermites latéraux dépassent la bordure distale (25 ×). (Cf. également fig. 14.)

C'est à partir de l'original de Münster (conservé à Munich sous le n° As VII-296) et de spécimens recueillis au Sett-Sass qu'ont été réalisées les observations ci-après.

Morphologie et microstructure septale

Les figures 13 b et 14 montrent que le terme « crénelé » utilisé par Münster pour décrire l'aspect du bord distal des cloisons de cette espèce est en effet justifié par l'extrême développement de l'ornementation. On observe, à partir d'une bordure distale mal individualisée, une série de prolongements latéraux en disposition irrégulièrement oblique par rapport au plan médio-septal.

Une vue latérale de la bordure distale des cloisons (fig. 14 b) montre que ces prolongements plus ou moins rhopaloïdes se trouvent intégrés à la cloison au cours de sa croissance verticale et forment alors les volumineux granules des faces latérales.

Ces prolongements latéraux ont une structure sphérolitique bien nette : ils se présentent donc comme autant d'axes courts issus du plan médio-septal. Ces axes ont une direction très divergente par rapport au plan de croissance ; ils sont donc toujours très brefs et le terme de sclérodermite est plus adapté à la description de ces sphérolites allongés qui déterminent l'ornementation si caractéristique du bord distal.

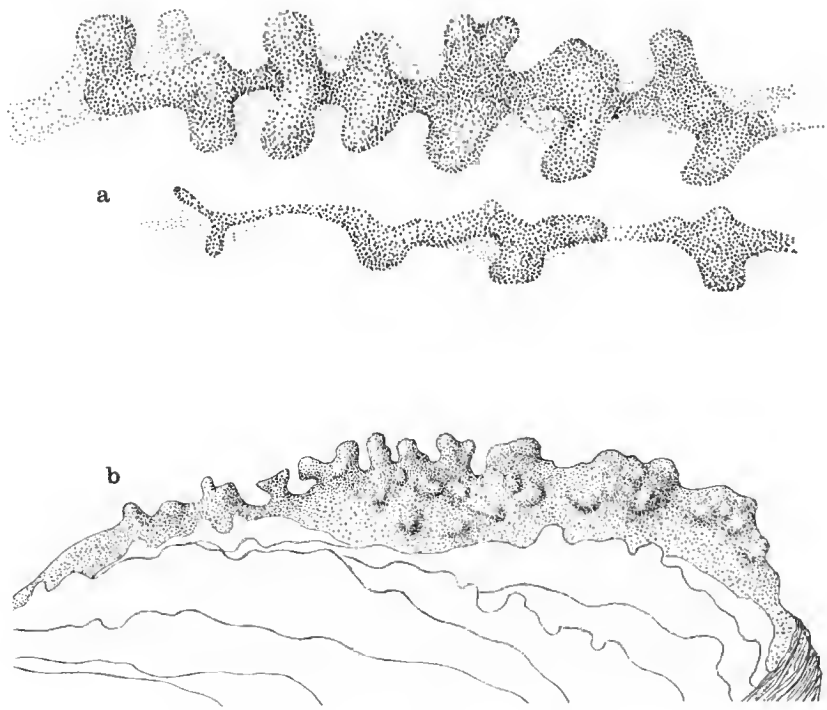

Fig. 14. — *Montlivaltia crenata* Münster.
a : Sclérodermites latéraux à différenciation très précoce (60 ×). Vue du bord distal. b : Vue latérale (bordure distale) (30 ×).

Il importe de signaler qu'on ne peut mettre en évidence d'éléments verticaux continus à partir desquels ces axes courts seraient isolés. Pas plus que pour l'espèce précédente il n'existe ici de véritable trabécule. La zone médio-septale très mince et rectiligne, qui demeurait visible chez *Margarophyllia capitata*, est ici masquée par l'hypertrophie des sclérodermites latéraux.

Les coupes transversales présentent un profil régulièrement fusiforme qui contraste nettement avec la morphologie très contournée des bordures distales. Pourtant, les sclérodermites sphérolitiques y demeurent nettement reconnaissables au milieu du sclérenchyme indifférencié qui les englobe. Leurs sections apparaissent comme autant de « centres de calcification », que Volz avait interprétés comme les coupes de trabécules continus : la figure 9, planche III, de son mémoire montre d'ailleurs une face septale présentant un système divergent bien caractérisé. Elle appartient évidemment à un autre type structural, ce qui n'est pas surprenant en raison de l'aspect très hétérogène des sections transversales que Volz a réunies sous ce terme spécifique.

D'autres éléments structuraux jouent un rôle modeste dans l'édification du squelette :

— la structure murale est limitée à une épithèque très fine ;
— l'endothèque a de minces dissépiments peu abondants.

Par contre, un organe axial compact résultant de la fusion des bordures internes des septes représente un élément constant dans les coupes transversales, bien que non décelable extérieurement.

Discussion

En complément d'une ressemblance morphologique déjà relevée par les anciens auteurs, la mise en évidence de la structure septale de *Margarophyllia crenata* confirme sa position dans ce genre, au voisinage de l'espèce-type. En effet, malgré leur caractère très apparent, les éléments différenciels ne modifient pas le schéma structural qui a été établi pour l'espèce précédente, et peuvent s'interpréter à partir du développement irrégulier des sclérodermites septaux.

Ainsi la bordure distale n'a pas l'aspect rectiligne et continu bien visible chez l'espèce précédente car les sclérodermites, au lieu d'être à peu près perpendiculaires au plan septal, sont fortement obliques vers le haut, et de direction irrégulière. Les sclérodermites sont, en outre, beaucoup plus forts, et dépassent distalement la zone médio-septale dont ils sont issus.

Les bordures internes des cloisons ne demeurent pas indépendantes, comme chez *M. capitata*, pour une raison équivalente. La tendance à la formation d'une bordure rhopaloïde avait été notée chez cette espèce (cf. p. 320). Chez *M. crenata*, l'hypertrophie de l'ornementation amène ces bordures en contact et les fait fusionner en un organe axial d'aspect massif. Du point de vue structural, la différence est minime et ne justifie pas une distinction supérieure au niveau spécifique.

Montlivaltia radiciformis (Münster), 1839

= *Cyathophyllum radiciforme* Münster, 1839 : 38, pl. 2, fig. 23.

La diagnose originale de cette espèce est excessivement succinte, ne comportant aucun renseignement sur la structure interne de ces petits polypiers cylindriques. Paradoxalement, c'est au sujet de ce terme que Diener (1921) est amené à dresser une des plus longues listes de citations. Bien que cette forme ne semble jouer qu'un très modeste rôle dans l'ensemble des gisements actuellement connus, la recherche des caractères microstructuraux et histologiques de *Montlivaltia radiciformis* doit donc prendre place dans ce chapitre.

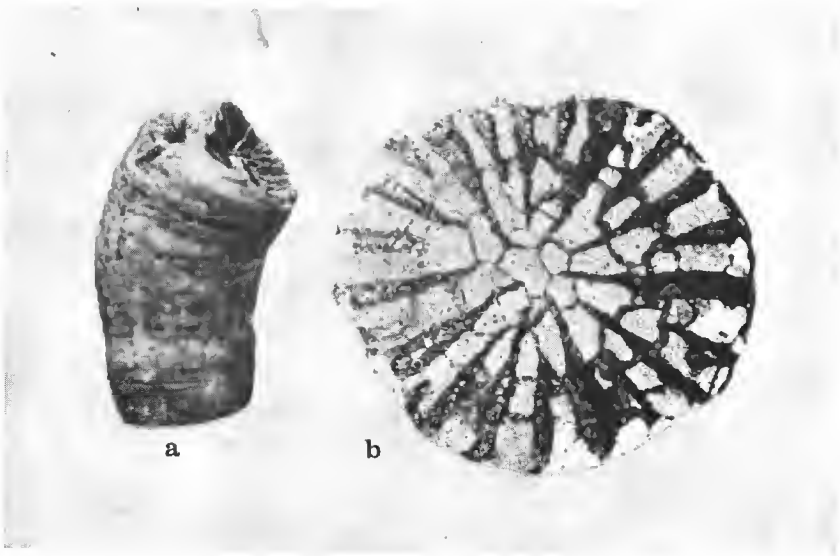

Fig. 15. — *Montlivaltia* (*Cyathophyllum*) *radiciformis* (Münster).
Original de Münster (As VII 316 Bayer. Staatssam. de Munich).
a : Vue latérale (3 ×). b : Section transversale (10 ×).

Matériel original

La collection de Munich (Bayer. Staatssam.) conserve, des spécimens originaux de Münster, trois polypiers numérotés As VII 315 à 317. C'est à partir de ces trois échantillons, et plus particulièrement du nº 316, qu'ont été établies les données microstructurales ci-dessous (cf. fig. 15 et 16).

Compléments morphologiques

Ces organismes ne présentent extérieurement que très peu d'éléments notoires, et on comprend que les auteurs leur aient assimilé bon nombre de formes peu différenciées (ou

plus ou moins bien conservées). D'une muraille épithécale relativement forte se détachent des cloisons peu nombreuses (25 à 30), pour un polypier de 5 mm de diamètre. Entièrement compacts, toujours libres entre eux au bord interne, ces éléments radiaires portent sur leurs faces latérales des granules arrondis bien nets, irrégulièrement disposés.

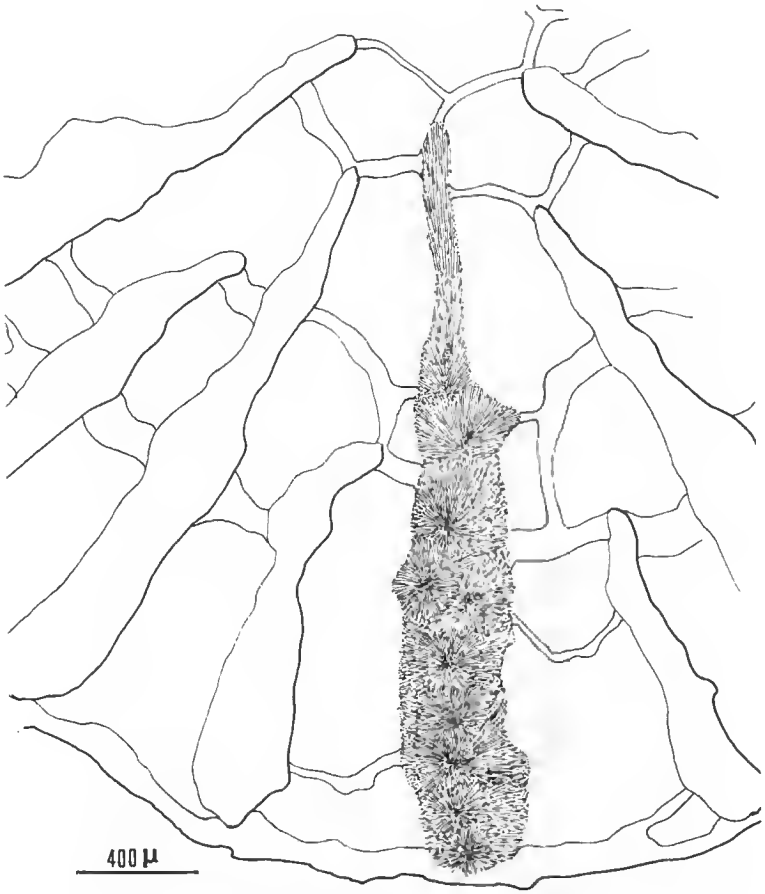

Fig. 16. — *Montlivaltia radiciformis* (Münster). Original. Microstructure septale.

Microstructure

L'unique lame mince tirée de l'holotype révèle que les cloisons, très régulièrement atténuées vers l'intérieur, sont édifiées par des sclérodermites distincts, parfaitement centrés mais généralement dissymétriques. La coupe (fig. 15 b) représente en fait un stade tardif de l'ontogenèse septale, et les cloisons y montrent un profil régulier, dépourvu de toute ornementation. Or celle-ci est pourtant bien visible sur les faces latérales des cloisons, dans la dépression calicinale : ornementation de granules bien individualisés, à répartition homogène. On peut donc penser que, comme pour les deux types précédents, les grands

faisceaux fibreux qui donnent aux centres de convergence leur aspect dissymétrique sont en rapport avec cette ornementation, qui se trouve ensuite masquée par un dépôt secondaire de sclérenchyme diffus.

L'absence de coupe longitudinale radiaire constitue évidemment une lacune importante et, en l'absence de spécimen présentant avec les originaux une similitude suffisante, cette forme demeure mal connue. On ne peut actuellement préciser formellement si les centres de convergence observés se rattachent ou non à des axes continus. L'absence d'ornementation régulière à la bordure distale s'accorde mieux, néanmoins, avec la présence de sclérodermites isolés.

Remarques

Cette espèce fournit un bon exemple de l'écart qui peut exister entre la fréquence d'un terme dans la littérature et son importance réelle dans la faune. La liste fournie par Diener réunit en effet des citations d'échantillons isolés, toujours reconnus sur des bases morphologiques, alors qu'il s'agit précisément d'une forme dépourvue de toute particularité externe.

Dans sa description des faunes des Dolomites, Volz place cette espèce dans le genre *Montlivaltia* sensu stricto, ce qui dans sa propre conception attribue à *M. radiciforme* une structure septale en « Urseptum ». L'examen des types de Münster montre au contraire que des centres de convergence sont parfaitement individualisés.

Proposition taxinomique

Les renseignements structuraux fournis par les originaux de Münster pouvant s'interpréter en fonction des résultats obtenus chez les deux espèces précédentes, il est proposé d'utiliser le terme *Margarophyllia* pour classer l'espèce *radiciforme* Münster, 1839.

Rappelant qu'il subsiste à son sujet une incertitude due à l'absence de coupe longitudinale, on peut néanmoins préciser qu'aucun des autres genres jusqu'à présent décrits ne lui correspond mieux. On n'observe en effet ni les carènes symétriques du genre *Montlivaltia* proprement dit ni les sclérodermites régulièrement alternes du genre *Distichophyllia* (cf. p. 309).

Regroupement des types structuraux mis en évidence chez les espèces étudiées

Au terme de cet examen des principaux types structuraux rapportés jusqu'ici au genre *Montlivaltia* dans les gisements-types, on constate que leur comparaison avec les données microstructurales les plus récentes relatives à ce genre en exclut la totalité des espèces examinées ici. Aucune d'entre elles, en effet, ne présente une structure septale en série d'axes de convergence bien définis, continus, parallèles et dans un seul plan, associés à l'émission symétrique d'axes courts latéraux formant les carènes latérales.

Les types structuraux rencontrés au cours de cette étude se répartissent en deux groupes dont les schémas sont les suivants :

Chez certaines formes la structure septale est fondamentalement alterne, à partir d'une zone médio-septale continue, mais plissée en crêtes verticales divergentes. A partir

de ces crêtes se détachent des axes courts formant des sclérodermites jointifs. Ce schéma structural définit le genre *Distichophyllia* (cf. p. 317).

Dans un autre ensemble de niveau équivalent, la bordure distale demeure rectiligne, mais son importance quantitative dans l'édification de la structure septale est très faible. La différenciation immédiate d'axes courts en rangées successives plus ou moins régulièrement alternes représente l'essentiel des éléments radiaires, qui se trouvent ensuite complétés par un tissu secondaire. Pour ce type structural, le terme générique *Margarophyllia* peut être conservé (cf. p. 330).

Genre **THECOSMILIA** Milne-Edwards et Haime, 1848

Bien que les genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia* aient des origines nettement distinctes, leurs histoires sont étroitement liées depuis que Milne-Edwards et Haime, en créant le genre *Thecosmilia*, suggérèrent dans leur commentaire l'existence d'une relation directe entre ce genre et *Montlivaltia* Lamouroux, 1821.

Cette hypothèse a rencontré un assentiment quasi général, et on suit aisément au cours des travaux successifs les formulations plus ou moins nettes de cette idée, exprimée de la façon la plus concise par Koby, pour qui « les Thecosmilies ne sont que des Montlivaulties ramifiées ». Cette conception fut formalisée par la création d'une famille des Montlivaltiidae Dietrich, 1926, à laquelle les travaux ultérieurs n'ont apporté jusqu'ici que des modifications relativement peu importantes (Beauvais, 1964 : 153).

On pourrait penser qu'une aussi longue concordance dans les opinions successives repose sur une définition nette des deux termes, et en particulier sur une connaissance détaillée des données microstructurales relatives à leurs espèces-types. Force est bien de constater que cette situation est loin d'être réalisée. L'examen des ouvrages récents où sont utilisés ces deux taxons montre que l'idée d'une similitude structurale avec les *Montlivaltia* forme toujours la base des conceptions exprimées par les auteurs, sans que cela leur permette de formuler une définition précise du genre *Thecosmilia*. Qui plus est, le critère simple utilisé par Milne-Edwards (*Montlivaltia* = forme simple, *Thecosmilia* = forme ramifiée) a fait l'objet de plusieurs remarques qui tendent à en atténuer la valeur, de sorte que la limite entre ces deux termes est actuellement très imprécise.

Bien qu'un tel état de choses paraisse évidemment peu favorable à une étude des formes triasiques classées dans ce genre, il importe de rappeler que le problème envisagé ici se place au niveau des catégories élevées de la systématique. Il s'agit toujours, comme on l'a vu pour les Stylophyllidae (cf. Cuif, 1972), de même que pour les espèces triasiques du genre *Montlivaltia*, d'établir des différences structurales profondes, qui dépassent souvent la valeur de critères entre deux genres voisins.

En outre, les indications microstructurales contenues dans les derniers travaux parus, bien qu'elles soient rares, dispersées et s'éloignant parfois des principes typologiques habituels, fournissent néanmoins des représentations assez convergentes de la structure septale attribuable au genre *Thecosmilia*. C'est à cette recherche qu'est consacré le chapitre ci-dessous, dont les conclusions serviront de références pour la comparaison des formes triasiques qui ont été rattachées à ce genre.

Données actuelles sur la structure septale de *Thecosmilia* M.-Edw. et H.

Pour L. Beauvais (1964 : 159), la similitude s'impose entre les polypiérites de *Thecosmilia* et les *Montlivaltia*, sans que pour autant l'idée d'une relation directe entre ces deux genres, par une simple évolution morphogénétique, lui semble prouvée (1959 : 687-690).

En 1968, E. Lambelet publie le résultat d'une comparaison portant sur deux faunes

de *Montlivaltia obconica* (Münster, 1829) et *Thecosmilia trichotoma* Goldfuss, 1826. A l'issue de ce travail, l'auteur dégage des critères morphologiques portant sur la longueur, l'épaisseur et la croissance des cloisons.

— Chez *M. obconica* : « ces caractères sont réguliers, et en outre le sillon axial est nettement dessiné ».

— Chez *T. trichotoma*, les paramètres en question sont « irréguliers et le sillon axial est peu net ».

Pour le même auteur, « ces oppositions montrent que nous avons ici au moins deux espèces » (p. 123).

Il importe de préciser, au sujet de cette étude, que E. Lambelet a inclus dans *Montlivaltia obconica* des spécimens dont le degré de fissiparité est très élevé, pouvant compter jusqu'à huit centres calicinaux. Ceci représente donc, en pratique, une position très différente de celle qui est classiquement admise, dans laquelle la gemmation constitue un critère générique important.

Lambelet conclut son étude comparative sans proposer de critère d'ordre générique, signalant simplement qu'à son sens « ces deux groupes sont étroitement voisins ». En dehors de cette remarque d'ordre général, cette analyse morpho-écologique n'apporte pas de complément microstructural susceptible d'éclairer une comparaison avec des spécimens très éloignés chronologiquement.

Pour Gill et Lafuste (1971 : 35), et bien que la définition de critères séparant *Thecosmilia* et *Montlivaltia* n'entrent pas dans le cadre du mémoire qu'ils consacrent à la structure de ce genre, les spécimens de Madréporaires coloniaux étudiés présentent une microstructure septale similaire à celle des *Montlivaltia* étudiés dans les pages précédentes de leur travail. L'ambiguïté actuelle de la question est bien démontrée par le fait que pour ces deux auteurs, ces formes « rappellent le genre *Thecosmilia*, ou bien *Montlivaltia* à plusieurs calices ».

L'indication précieuse d'une similitude structurale des cloisons est à retenir en tout état de cause.

Il est très révélateur de constater que, malgré le nombre de travaux sur ce sujet, les auteurs n'ont encore pu parvenir à élaborer une définition nette de ces deux genres, ni une conception claire de leurs rapports.

Les causes d'un tel état de choses résident en premier lieu dans l'état de conservation des faunes du Jurassique en Europe occidentale. Les formations récifales de ces régions ne présentent, en effet, que des spécimens complètement calcitisés ou silicifiés, dans lesquels les microstructures ne peuvent être analysées qu'à l'état de traces dans les meilleurs cas.

Il s'avère évidemment très difficile de pallier ce défaut lorsqu'on tente d'appliquer une méthode typologique pour la définition des taxons du groupe-genre et du groupe-espèce. L'exigence de prendre comme matériel d'analyse les holotypes issus des travaux des anciens auteurs (qui ne réalisaient pas d'observations microstructurales) conduit fréquemment à des contradictions flagrantes, lorsque la conservation du matériel original ne laisse aucune possibilité d'analyse structurale. Ceci est particulièrement vrai dans le cas du genre *Thecosmilia*, créé à partir de *Lithodendron trichotomum* Goldf., sur un matériel de Nattheim, gisement où tous les spécimens sont fortement silicifiés.

En 1965, sous la direction de J. Alloiteau, et en suivant les principes typologiques dont cet auteur a toujours préconisé la stricte application, j'ai été amené à rechercher des renseignements sur l'espèce-type de *Thecosmilia*, à partir de spécimens de Nattheim appartenant à la collection Fromentel. J'ai ainsi noté les points suivants :

Cloisons : costo-septes entièrement compacts, dont la région costale est très peu développée, à bordure distale fortement concave. La région périphérique de la bordure distale reste presque verticale sur une grande longueur, avant de s'infléchir pour former le fond de la dépression calicinale. Cette disposition détermine la morphologie très particulière bien figurée par Goldfuss. Régions septales parfaitement rectilignes, à faces latérales portant des files de granules aboutissant dans les ondulations du bord distal.

Muraille : parathécale intercostale, par reploiement vers le bas des dissépiments périphériques.

Épithèque : complètement absente, mais vraisemblablement par érosion.

Endothèque : bien développée ; zone périphérique à dissépiments denses, zone centrale à densité plus faible.

Microstructure : d'après des indications de J. Alloiteau, « poutrelles simples, alignées ». Au niveau des files de granules, ligne plus diffuse correspondant sans doute à l'existence de plusieurs centres de calcification.

Depuis la publication des travaux dont il est fait état ci-dessus, deux points de cette description suscitent des remarques.

La « ligne de divergence »

Cette notion tire son origine de figurations fournies par J. Alloiteau, concernant *Montlivaltia caryophyllata*, lors de l'établissement de la diagnose du néotype de cette espèce. La figure 59, de même que de très nombreux autres exemples, montre en effet le départ des trabécules à partir d'une ligne d'où elles divergent. Cette disposition détermine une angulation nette entre celles qui édifient la région costale et celles du septe proprement dit.

Il est apparu ultérieurement que, dans de nombreux cas, les modalités d'apparition des trabécules ne déterminaient pas l'existence aussi apparente d'un angle net entre les éléments des deux régions du costo-septe. L'édification de la cloison se réalise alors par inflexion progressive des trabécules relatives à chacune d'elles. Cette inflexion progressive détermine alors non plus une « ligne » mais une « zone » de divergence, plus ou moins large selon la rapidité de l'inflexion des trabécules.

Or, l'observation des faces latérales de *Thecosmilia trichotoma* (de même que les figurations fournies par E. Lambelet) montre que, dans le cas de cette espèce, la zone de divergence est particulièrement étroite, état de fait en rapport avec la morphologie particulière des cloisons et la disposition subverticale des bordures périphériques.

En effet, dans la région très étroite qui forme les bords de cette très profonde dépression calicinale, se différencient déjà les trabécules qui s'infléchissent vers l'axe et celles qui s'inclinent vers la bordure externe (cf. Cuif, 1965 : 531, fig. 1). La zone de divergence ne représente donc qu'une minime fraction de la longueur de la cloison, et dans ce cas le terme de ligne de divergence est pratiquement conforme à la réalité.

Le rapport entre l'ornementation et la structure septale. Notion de « poutrelle composée »

Cette question se présente dans les mêmes termes que pour la définition du genre *Montlivaltia*. Même si la solution n'a pas actuellement le même degré de netteté, on peut néanmoins noter les convergences suivantes dans les interprétations :

La présence de plusieurs centres de calcification au niveau des files de granules (correspondant à la notion de poutrelle composée telle que la formulait J. Alloiteau) s'explique, de la même façon que chez *Montlivaltia*, par la présence d'axes courts détachés symétriquement des trabécules et s'infléchissant vers l'espace interseptal. Au niveau d'un plan de coupe quelconque on observe donc trois centres plus ou moins nets : au centre, celui de la trabécule principale ; latéralement, ceux des axes qui vont former les granules latéraux.

Formulée avec réserve par Alloiteau (Cuif, 1965 : 531), à partir de l'examen des coupes de *T. trichotoma* de la collection Fromentel, cette interprétation s'accorde avec les observations de Lambelet (1968). Les documents fournis par Gill et Lafuste (1971, pl. XII, fig. 1 à 15), bien qu'établis à partir de formes autres que l'espèce-type, révèlent que ce type structural d'éléments radiaires devait être commun aux genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia*. C'est en tous cas l'hypothèse qu'il a semblé le plus logique de retenir ici pour juger de l'utilisation du terme *Thecosmilia* chez les Madréporaires triasiques.

Données structurales utilisées pour la comparaison avec les formes triasiques classées dans le genre *Thecosmilia*

Bien que les recherches récentes montrent que la différence s'atténue beaucoup entre les formes solitaires ou à gemmation occasionnelle (que l'on eût autrefois classées *Montlivaltia*) et celles où la fissiparité semble bien instaurée, l'utilisation du critère de gemmation est conservé dans ce travail pour la seule commodité de l'exposé.

On comprend dès lors que le seul caractère qui sera considéré comme fondamental sera la présence, chez les « *Thecosmilia* triasiques », d'une structure septale édifiée par des trabécules simples, parfaitement centrées et continues, alignées dans un seul plan, détachant symétriquement vers l'extérieur des axes courts qui vont former les granules dont la coalescence plus ou moins accentuée détermine les files cariniformes des faces latérales.

Les autres caractères importants tirés de la structure de l'espèce-type concernent les cloisons parfaitement compactes, libres entre elles à leurs bords distaux et périphériques ; l'absence de structure axiale ; la structure thécale uniquement parathécale ou épithécale.

Choix des espèces étudiées

De même que pour le genre précédent, je n'ai pu envisager ici une étude exhaustive des termes spécifiques ayant été classés, à un moment ou l'autre de leur histoire, dans le genre *Thecosmilia*. L'examen des textes des anciens auteurs m'a conduit à rechercher en premier lieu la structure des espèces ayant joué un rôle important dans la genèse des idées actuelles sur la systématique des Madréporaires de cette période.

Si l'on inclut dans le recensement les termes attribués au sous-genre *Margarosmilia*

Volz, on peut dénombrer dans le genre *Thecosmilia* une trentaine d'espèces triasiques. Malheureusement, pas plus Stoppani (1861), qui semble être le premier à avoir utilisé ce genre pour les formes du Trias, que Reuss (1864), ni Laube (1865), n'ont fourni de précision sur le sens qu'ils attribuaient à ce terme. Il faut attendre Frech (1890 : 4), pour voir figurer une amorce de discussion, malheureusement fondée sur une comparaison avec des genres (*Calamophyllia* et *Cladophyllia*) dont la structure est aussi mal connue que celle du terme que cet auteur souhaite définir.

C'est avec une méthode toute différente que Volz aborde la définition des termes génériques qu'il utilise. En premier lieu, réunissant dans le genre *Thecosmilia* s. l. la quasi-totalité des formes phacéloïdes, Volz en propose une subdivision fondée exclusivement sur des critères microstructuraux. Il distingue ainsi :

— les formes dont les cloisons possèdent un « Ueseptum » (cf. discussion de ce terme, p. 303) : *Thecosmilia* proprement dit ;

— les formes dont les cloisons sont édifiées par des trabécules « plus ou moins bien individualisées », réunies dans un nouveau terme subgénérique : *Margarosmilia*.

On reconnaît dans ce procédé de subdivision un parallèle exact de la distinction *Montlivaltia-Margarophyllia*, telle qu'elle était préconisée par le même auteur. Cet essai de systématique microstructurale présente néanmoins un double intérêt : Historiquement, c'est le premier essai cohérent d'introduction de données microstructurales dans l'étude d'une faune, après les recherches de Pratz et Ogilvie. Méthodologiquement, le principe utilisé par Volz se caractérise par l'absence complète de point de référence extérieur à la faune étudiée. Les termes génériques employés sont définis à partir des caractéristiques de certaines formes privilégiées, sans discussion des affinités avec les espèces-types des genres en question. Ainsi, une forme telle que *Thecosmilia subdichotoma*, par l'aspect très particulier des coupes transversales de ses cloisons, joue le rôle de type autour duquel viennent se grouper les formes affines.

Le caractère aléatoire d'un tel procédé de subdisivion n'échappera pas, et on conçoit qu'il aboutisse immédiatement à l'échec dès lors qu'un terme générique est d'abord utilisé pour des faunes échelonnées sur plusieurs périodes géologiques, et ensuite démembré de façon indépendante à l'occasion d'études partielles.

Dans le cas précis des Thecosmilies triasiques, les caractères préconisés par Volz ont ainsi pour résultat immédiat de prouver que les formes qu'il a voulu ranger dans ce genre n'ont aucun rapport structural avec l'espèce-type de celui-ci.

En revanche, les observations microstructurales des anciens auteurs conservent une valeur intrinsèque, indépendante de leur interprétation systématique, et c'est par l'étude des types principaux qu'ils avaient distingués que doit commencer une révision des taxons utilisés jusqu'ici. De ce point de vue, cinq formes se détachent nettement : dans le travail sur les Dolomites, *Thecosmilia subdichotoma* associé à *T. badiotica* particulièrement abondant au Sett-Sass, ainsi que *T. zieteni* ; dans les faunes du Zlambach, *Thecosmilia fenestrata* qui se distingue par sa fréquence particulière, associé à *T. caespitosa* Reuss.

Au cours d'un précédent travail (Cuif, 1965 : 125-132), j'ai été amené à étudier quatre de ces formes, de façon à mettre en évidence le caractère hétérogène des groupements qu'avaient réalisés les auteurs. Dans la présente étude, en reprenant l'interprétation struc-

turale de ces espèces, il sera surtout question de montrer comment des formes issues des nouveaux gisements triasiques découverts en Turquie viennent prendre naturellement place dans le schéma global fourni par les formes issues des gisements-types.

Groupe **subdichotoma-sublaevis-badiotica**

— *Thecosmilia subdichotoma* (Münster), 1839. = *Lithodendron subdichotomum* Münster, 1839 : 33, pl. II, fig. 3.
— *Thecosmilia sublaevis* (Münster), 1839. = *Lithodendron sublaeve* Münster : 33, pl. II, fig. 4.
— *Thecosmilia badiotica* Volz, 1896 : 26, pl. II, fig. 14-19.

Historique

Créé lors de la première description de Münster, *Lithodendron subdichotomum* n'acquiert de véritable importance qu'avec les recherches de Volz qui, en le classant parmi les *Thecosmilia*, utilise ce terme spécifique pour y grouper des formes présentes, selon lui, dans la quasi-totalité des gisements des Dolomites.

Cette vaste répartition, jointe à une abondance notable dans la plupart des gisements font de ce type structural un de ceux dont la définition précise est tout à fait indispensable.

Dans le cours du chapitre consacré à ce groupe, Volz place immédiatement à la suite de *T. subdichotoma* deux autres termes : *T. sublaevis* et *T. badiotica*, dont le second est nouveau, le premier étant également la reprise d'un terme de Münster, mais sur la base de spécimens attribués à cette espèce par Laube (cf. collections du Geologische Bundesanstalt de Vienne).

L'étude de ces trois termes spécifiques fournit une bonne illustration de la difficulté actuelle à proposer une subdivision cohérente au niveau spécifique. En effet, la confrontation de données microstructurales tirées des originaux des auteurs avec des séries de sections issues de matériel provenant des gisements-types montre que des coupes qui auraient pu servir de référence se retrouvent à certains stades de l'ontogenèse d'autres « espèces » qui sont, par ailleurs, nettement distinctes.

Au cours de ce chapitre seront donc successivement examinés : les spécimens originaux de Münster et notamment le n° As VII 46, le seul dont la microstructure ait été examinée ; et ceux de Laube et de Volz, à partir desquel a été établie la subdivision actuellement utilisée pour ce groupe d'espèces.

L'utilisation du schéma systématique actuel comme base de travail ne doit pas faire oublier qu'il n'est question, pour l'instant, que de rechercher dans les termes ainsi définis, l'existence de caractéristiques structurales de niveau générique.

Cette recherche peut entraîner (comme c'est le cas ici) une critique du cadre systématique proposé par les anciens auteurs au niveau spécifique, sans pour autant fournir des bases suffisantes à l'élaboration de définitions convenables des taxons d'ordre inférieur.

Structure septale de *Lithodendron subdichotomum* Münster, 1839 (= *Thecosmilia subdichotoma* in Volz, 1896)

La Bayerische Staatssammlung de Munich conserve sous les n^{os} As VII 45 et As VII 46

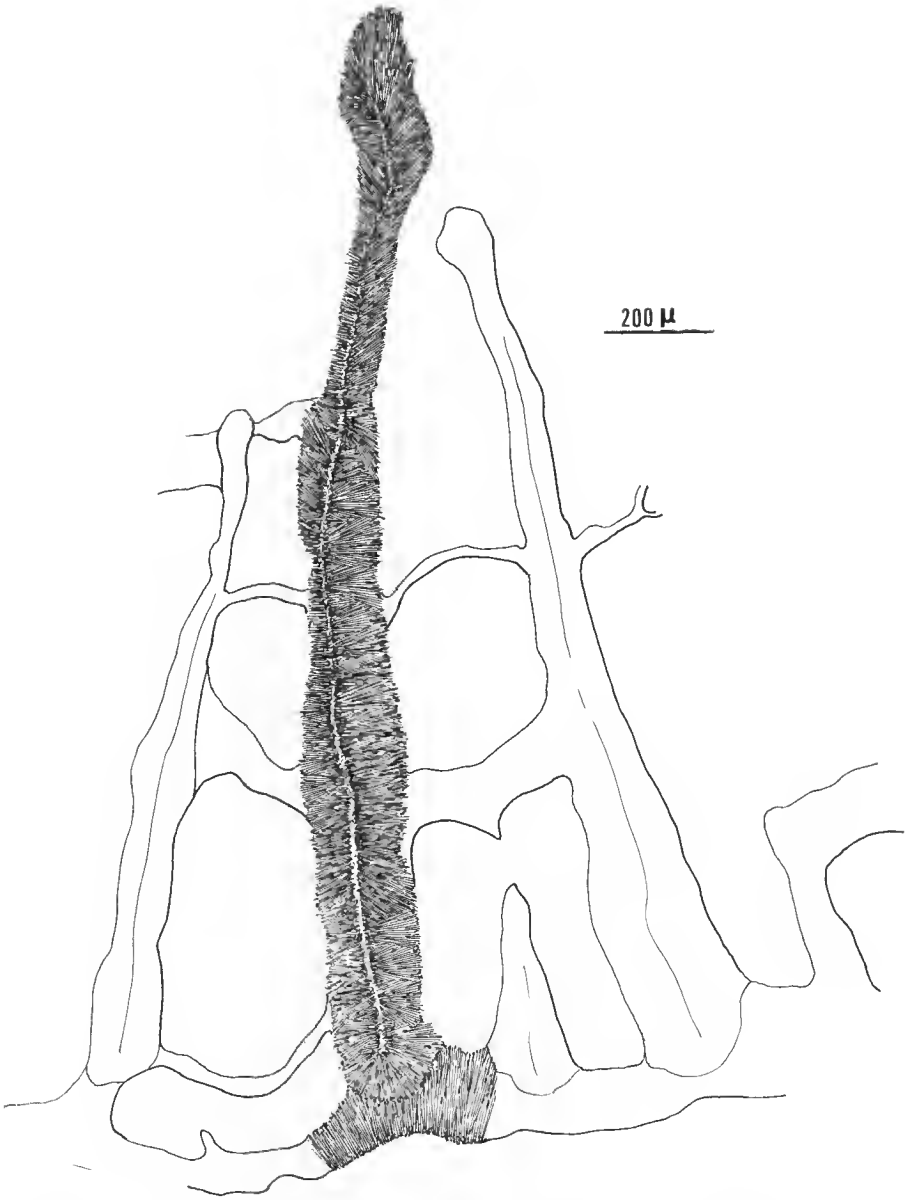

Fig. 17. — *Thecosmilia* (*Lithodendron*) *subdichotoma* (Münster). Section transversale de l'original (As VII 46, Bayer. Staatssam. de Munich). Absence complète d'éléments ornementaux. Différenciation très peu accentuée du tissu squelettique.

les originaux de MÜNSTER correspondant respectivement aux figures 3 c et 3 a, b de la planche II.

La coupe de référence a été prélevée à la base du spécimen As VII 46, et présente une section circulaire, la cavité générale du polypier étant limitée par une muraille assez forte sur laquelle s'insèrent 41 éléments radiaires bien différenciés (pour un diamètre de 5 mm).

Les sections transversales des cloisons sont caractérisées par la régularité de leur contour, due à l'absence pratiquement complète d'ornementation latérale (cf. fig. 17 et 20 d). Très régulièrement atténuées en direction axiale, les sections des cloisons présentent une bordure périphérique arrondie, plus ou moins profondément enfoncée dans la structure thécale. Les bords septaux internes, demeurant libres entre eux, montrent néanmoins un épaississement rhopaloïde. Lorsqu'elle est morphologiquement visible, la zone médio-septale forme une étroite dépression subrectiligne.

La microstructure septale est très nette sur le spécimen-type (fig. 17). De part et d'autre de la zone médio-septale, les fibres sont groupées en faisceaux aigus, très généralement perpendiculaires aux faces latérales. On met toutefois en évidence des groupements de fibres en secteurs pouvant atteindre 60 à 80° d'angle au sommet, qui constituent donc des amorces de différenciation sphérolitique.

La disposition de ces faisceaux sur la coupe de référence suggère deux remarques : leur mise en place est très généralement indépendante de part et d'autre de la zone médio-septale ; leur présence n'implique pas l'existence d'élément ornemental permettant de les déceler morphologiquement. Ce point est tout particulièrement important pour la discussion des affinités et des limites de ce type structural.

Muraille et endothèque

L'histologie de la muraille s'apparente nettement à celle des cloisons : la structure thécale consiste, en effet, en une lame fibreuse épaisse, formée de faisceaux aigus à direction radiaire, leur sommet étant toujours disposé à la limite externe de la structure qu'ils édifient.

L'endothèque est formée de dissépiments assez épais mais peu nombreux : deux ou trois en général, par espace interseptal.

Remarques

Rappelons tout d'abord que J. ALLOITEAU a établi (1957 : 173) que le terme *Lithodendron* Schw. (1820 : 415-416) ne devait plus être employé, étant purement morphologique.

Par ailleurs, les particularités structurales apparentes sur la coupe du spécimen original de MÜNSTER sont suffisantes pour que d'ores et déjà soit évidente l'inadaptation du terme *Thecosmilia* à désigner *L. subdichotoma*. L'absence totale de différenciation trabéculaire, de carènes latérales symétriques, la structure thécale fibreuse épaisse écartent cette espèce du genre dans lequel elle était jusqu'à présent classée.

Le terme *subdichotomum* se trouve donc dépourvu de taxon générique approprié, et on pourrait suggérer la création d'un genre dont il serait le type. La prise en considération des données tirées de l'étude ontogénique des espèces suivantes incite à procéder de façon différente.

Étude de la classification proposée par Volz et Frech

Bien que les auteurs ultérieurs aient attribué à Volz seul la subdivision des faunes pouvant être rattachées au type ci-dessus, Volz a explicitement précisé (p. 26) que Frech a participé à l'élaboration du schéma systématique proposé au début du chapitre consacré au « groupe du *T. subdichotoma* ».

Étudiant des faunes bien plus abondantes et d'origines plus diverses que celles qui avaient servi de base à Münster, Frech et Volz sont amenés à proposer une subdivision en trois termes (*T. granulata* étant déjà à cette époque relativement distinct ; voir au sujet de cette espèce Cuif, 1968 : 620 et p. 354 du présent travail).

Les caractères diagnostiques de ces trois espèces seraient les suivants :

T. subdichotoma : diamètre fort, septes épais, 5 à 6 cloisons par millimètre de diamètre calicinal.

T. sublaevis : diamètre faible à très faible, septes forts et « denses » : 8 à 10 par millimètre de diamètre calicinal.

T. badiotica : diamètre fort, très nombreuses et très fines cloisons, peu régulières. Muraille forte.

Remarques

Un fait suscite immédiatement un certain doute sur la valeur des critères préconisés par Frech et Volz. La description présentée ci-dessus à partir de l'original de *Thecosmilia subdichotoma* (Münster) a permis d'établir que le nombre des cloisons rapporté au diamètre calicinal y était plus élevé que ne le fixent ces deux auteurs ; que les cloisons y sont très minces, et ne s'apparentent pas à celles figurées par Volz (fig. 20, pl. I), à propos de cette espèce.

Même selon leurs propres critères, le schéma proposé par ces deux auteurs semble donc établi sur des bases douteuses. Néanmoins, cette classification étant celle qui est actuellement utilisée pour la subdivision de ce groupe, il est nécessaire d'en étudier successivement les trois termes.

La juxtaposition des notations les plus caractéristiques pour chacun d'eux, et les compléments d'observations qui leur font suite répondent à un double but : vérifier que ces trois termes représentent les variations du même type structural (dont l'un d'eux a déjà révélé l'inadaptation du terme *Thecosmilia* à le désigner) ; estimer la valeur de cette subdivision en trois espèces.

Diagnoses, figurations et spécimens originaux concernant Thecosmilia subdichotoma *(Münster) in* Volz, *1896 : 22*

Parmi les très nombreux spécimens que les gisements de Forcella di Sett-Sass et Stuores-Wiesen ont fournis à Volz, celui-ci isole, à partir des seules données morphologiques précisées ci-dessus, des formes dont les coupes minces montrent des éléments différentiels importants avec la microstructure de l'holotype de l'espèce.

Les figures 19 et 20, page 23, de même que la figure 20, planche I, de Volz présentent en effet des polypiers dont les septes sont très épais, porteurs de granulations fortes qui donnent à leurs sections un aspect anguleux très net. Au cours de sa description, Volz

précise en outre : « Au cours des phases de division des calices, ils ne s'infléchissent pas progressivement comme chez *T. badiotica*... Les granules septaux sont forts, mais très peu nombreux ».

Les originaux de Volz. *Rapports avec l'holotype de* Münster

La collection de Vienne conserve sous les n°s 4449 deux spécimens originaux de Volz, dont la structure thécale très forte et le diamètre (4,5 mm) correspondent bien aux notations de cet auteur. En revanche, la morphologie et la structure des cloisons ne sont pas conformes au schéma présenté (pl. I, fig. 20) au sujet de l'espèce en question.

Les cloisons majeures sont en effet parfaitement droites chez ces deux spécimens, régulièrement atténuées vers le centre, porteuses de granules aigus qui ne modifient pas l'aspect rectiligne des cloisons. Elles sont fortement insérées dans la structure thécale par leur très large bordure périphérique. L'endothèque semble uniquement tabulaire.

L'examen des figures 17 et 18 de la planche I, dont aucune ne rappelle les spécimens conservés à Vienne, et dont l'état montre qu'elles n'ont pas fourni la coupe de référence, prouve que Volz a utilisé pour la révision de cette espèce un échantillonnage composite.

Qui plus est, la comparaison des originaux et figurations de Volz avec le type de Münster fait apparaître d'une part une similitude certaine au niveau du type structural : septes édifiés sans différenciation de trabécule, par simple adjonction de faisceaux fibreux plus ou moins aigus de part et d'autre d'un plan médian subrectiligne ; d'autre part des différences morphologiques concernant le développement de l'appareil septal, la morphologie des cloisons et le développement de leur ornementation (cf. ci-dessous p. 349, Comparaisons et Conclusions).

Fig. 18. — *Thecosmilia sublaevis*. Deux des trois originaux de Laube et Volz. (Coll. Geologische Bundesanstalt, Vienne, n° 4452.)
a : Éléments radiaires droits, peu ornés, présentant des centres de convergence bien différenciés (11 ×). (Sp. 5 c.) b : Sp. 5 b, cloisons fortement ornées, à plan médio-septal continu (11 ×).

Cas de Thecosmilia sublaevis (*Münster, 1839*) = Lithodendron sublaeve *Münster.*

Fondé uniquement sur des fragments et n'ayant donné lieu qu'à une seule figuration originale, ce terme spécifique est très mal connu. L'auteur initial n'insiste que sur le petit nombre et la force des cloisons, sans que la figure permette de préciser la morphologie calicinale. Des deux fragments encore conservés à la Bayerische Staatssammlung de Munich, aucun n'a malheureusement fourni de section.

Pour Volz, outre le diamètre calicinal signalé ci-dessus, les critères différentiels de cette forme par rapport aux deux autres de ce groupe résident uniquement dans l'aspect des cloisons : plus nombreuses (ou plus exactement plus « denses » : expression du rapport entre leur nombre et le diamètre calicinal), ici, 8 à 10 par mm de diamètre ; porteuses de nombreuses et fortes granulations sur lesquelles s'appuie fréquemment l'endothèque.

Volz s'appuie sur des récoltes personnelles, mais également sur des spécimens de Laube (pl. IV, fig., 5) conservés à Vienne (Geologische Bundesanstalt, n° 4452). Trois spécimens, correspondant aux figures 5 a, b et c de la planche IV de Laube, ont été étudiés. Chacun ayant fourni une coupe transversale, ce groupe-type est apparu hétérogène ; le spécimen 5 c montrant des cloisons rectilignes, cunéiformes, dans lesquelles, malgré un début de recristallisation, des centres de calcification bien définis sont visibles (cf. fig. 18, deux sections correspondant aux spécimens 5 b et 5 c).

La section 5 b (cf. fig. 18 b) est, au contraire, tout à fait conforme à la description originale, en particulier par le fort développement de granules arrondis qui donnent à ces cloisons épaisses un aspect très irrégulier (comparer à ce sujet les figures 18 et 24).

La section du spécimen 5 c, non figurée ici, est très proche de l'apex. De ce fait, les cloisons, bien que très comparables du point de vue microstructural, ne montrent pas un développement de l'ornementation équivalent à celui du spécimen 5 b.

C'est à partir des données morphologiques et microstructurales ci-dessus que seront identifiés les topotypes du Sett-Sass desquels sont tirés les renseignements sur l'évolution structurale au cours de l'ontogenèse (cf. p. 343).

Diagnose et spécimens originaux de Thecosmilia badiotica *Volz, 1896*

« L'espèce édifie des colonies irrégulièrement ramifiées... Les calices, circulaires ou elliptiques ont 7-11 mm de diamètre. Les cloisons sont particulièrement minces et rectilignes. Leur nombre, pour un calice de taille moyenne est de 50-60. Les épines septales sont peu abondantes, mais souvent très longues. Elles donnent aux cloisons un aspect épineux qui est très caractéristique de l'espèce. L'urseptum apparaît comme une ligne droite et claire, très bien visible.

La muraille est forte, et très fréquemment renforcée à l'intérieur par du sclérenchyme. »

Type : n° 4447, collection Volz au Geologische Bundesanstalt de Vienne.

Des trois termes spécifiques en question dans ce chapitre, ce dernier est le plus facile à identifier : certaines sections présentent très exactement, en effet, les traits structuraux relevés par Volz, et représentés par lui en figure 18, planche II.

Observations sur les trois termes spécifiques précisés ci-dessus. Comparaison des variations microstructurales au cours de l'ontogenèse

L'abondance du matériel et sa parfaite conservation m'ont incité à prendre *T. badiotica* comme point de départ de cette comparaison, en utilisant comme base une série de

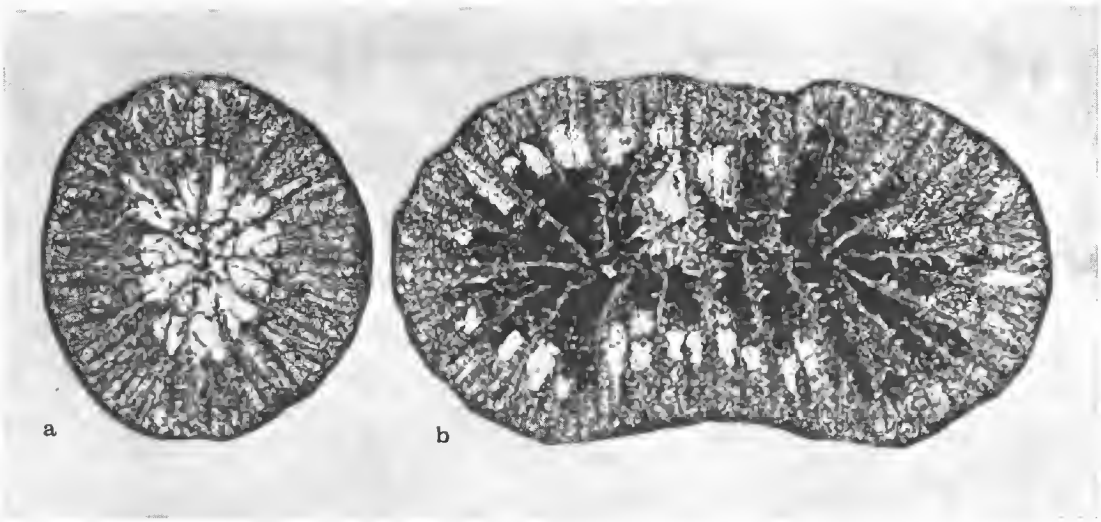

Fig. 19. — *Thecosmilia badiotica*. Spécimen conforme aux spécifications de Volz.
a : Troisième section de la série de référence. Diam. max. 3,9 mm. b : Première division du même spécimen. Diam. max. 7,5 mm. Forte ornementation granulaire, à partir d'un plan médio-septal continu (cf. les figurations microstructurales fig. 20 et 22).

sections obtenues entre les stades précoces de l'ontogenèse (fig. 19 a) et la fin de la première division d'un même spécimen. C'est à partir de cette série que seront dégagés les caractères susceptibles de fournir des indications d'ordre général, mais ces références seront également utilisées pour évaluer l'ampleur et les modalités des variations pouvant affecter ce type structural.

Étude microstructurale de Thecosmilia badiotica *Volz, 1896*

La série de référence débute par une sole basale de 2-3 mm de diamètre, presque entièrement compacte : seule une étroite cavité axiale permet de distinguer la bordure distale des éléments radiaires majeurs. La section représentée figures 19 a et 20, troisième des onze sections formant la série de référence, présente une cavité axiale mieux délimie, dans laquelle les cloisons révèlent déjà la caractéristique principale de l'espèce (dans sa délimition actuelle) : le fort développement des granules latéraux, assez régulièrement coniques.

Les septes sont entièrement édifiés par un tissu fibreux continu, où toute différenciation trabéculaire fait défaut. Les faisceaux fibreux sont aigus, très régulièrement perpendiculaires à la surface externe des cloisons. Leurs origines sont alignées selon un plan médio-septal parfaitement rectiligne.

Il existe une très nette opposition entre la morphologie des zones septales libres dans la cavité interne et celles qui contribuent à l'édification de la structure thécale. Dans cette région, qui représente encore à ce stade plus de la moitié du rayon calicinal, les cloisons sont très épaisses, de section relativement irrégulière. Dans le lumen, elles deviennent plus grêles, l'ornementation y est beaucoup mieux individualisée.

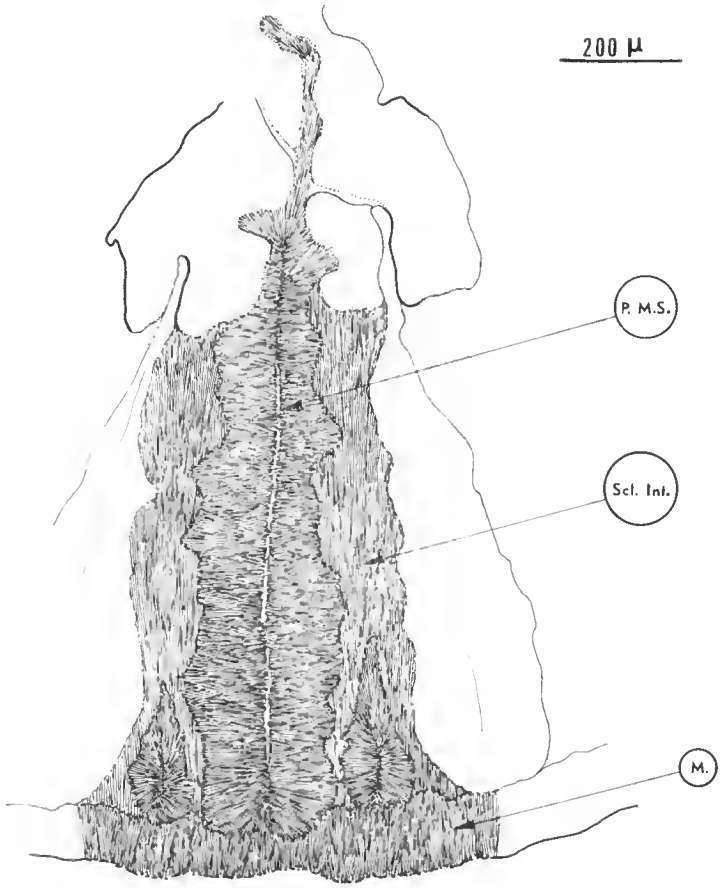

Fig. 20. — *Thecosmilia badiotica*. Microstructure en début d'ontogenèse. (Cf. fig. 19 a.)
P.M.S. : plan médio-septal (rectiligne, faible différenciation du tissu squelettique des cloisons ; structure thécale complexe) ; Scl. Int. : sclérenchyme interseptal ; M : muraille vraie.

La structure thécale est donc formée (pour plus de la moitié de son volume) par les régions moyennes et périphériques des cloisons, mais n'en est pas pour autant septo-thécale. En effet, les cloisons elles-mêmes demeurent toujours libres entre elles (cf. fig. 22), et du sclérenchyme fibreux de direction radiaire obture complètement l'espace interseptal. En outre, toujours nettement différenciée, une muraille fibreuse continue limite l'ensemble à l'extérieur. Cette muraille est formée de faisceaux orientés radiairement, leur apex étant en position périphérique.

Ces trois composants édifient une structure thécale absolument compacte, dont le rôle prépondérant dans les premiers stades de l'ontogenèse va progressivement se réduire jusqu'à ne plus représenter, dans les dernières sections de la série de référence, que le quart ou le cinquième du rayon calicinal.

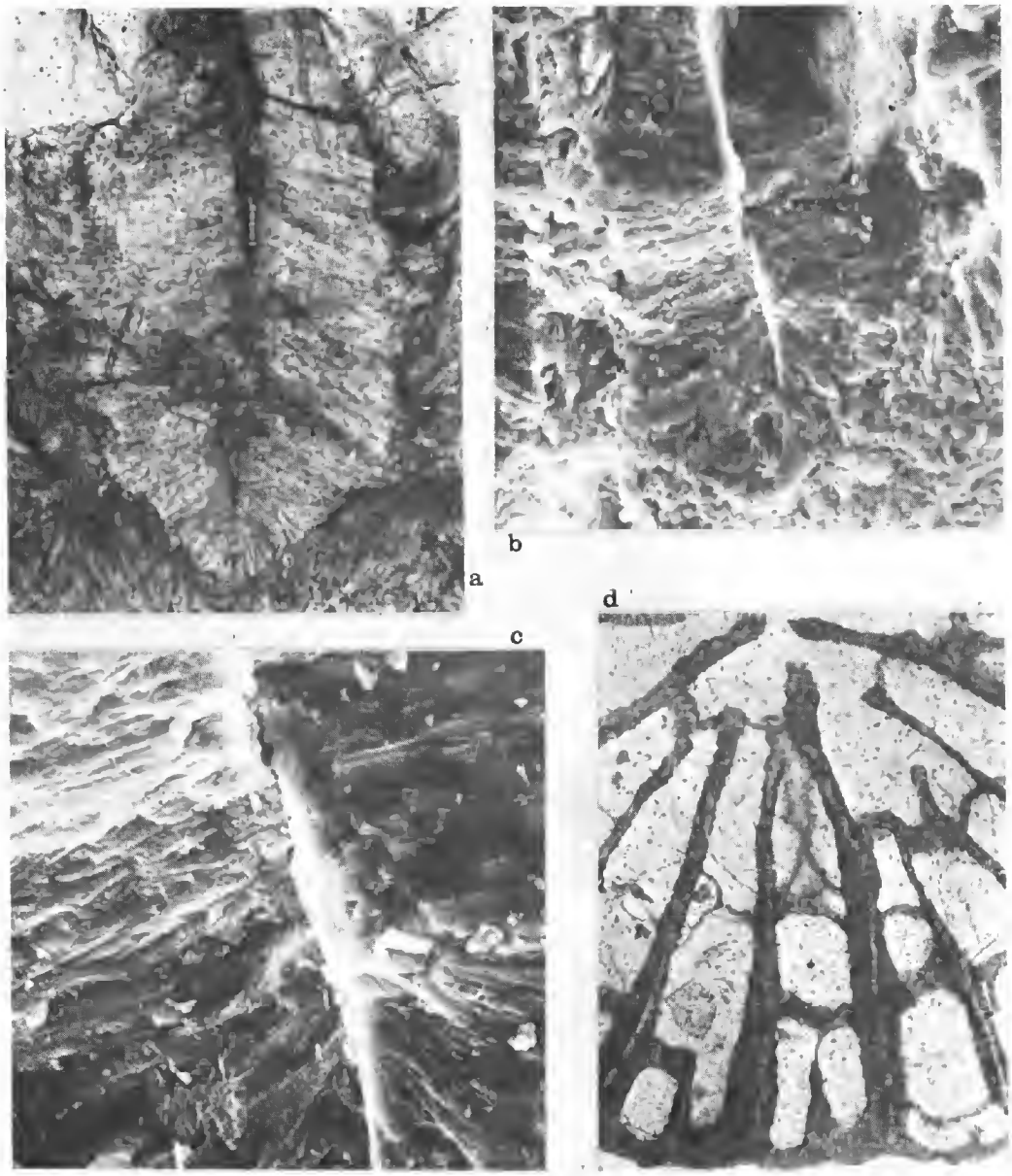

Fig. 21. — a-c : *Thecosmilia badiotica*. a : Insertion d'une cloison dans la structure thécale (80 ×). b : Même région (au microscope à balayage) ; mise en évidence du plan médio-septal rectiligne (70 ×). c : Fragment du même ; disposition des faisceaux fibreux indifférenciés (225 ×). d : *T. subdichotoma*, original de Münster (As VII 461 (25 ×).

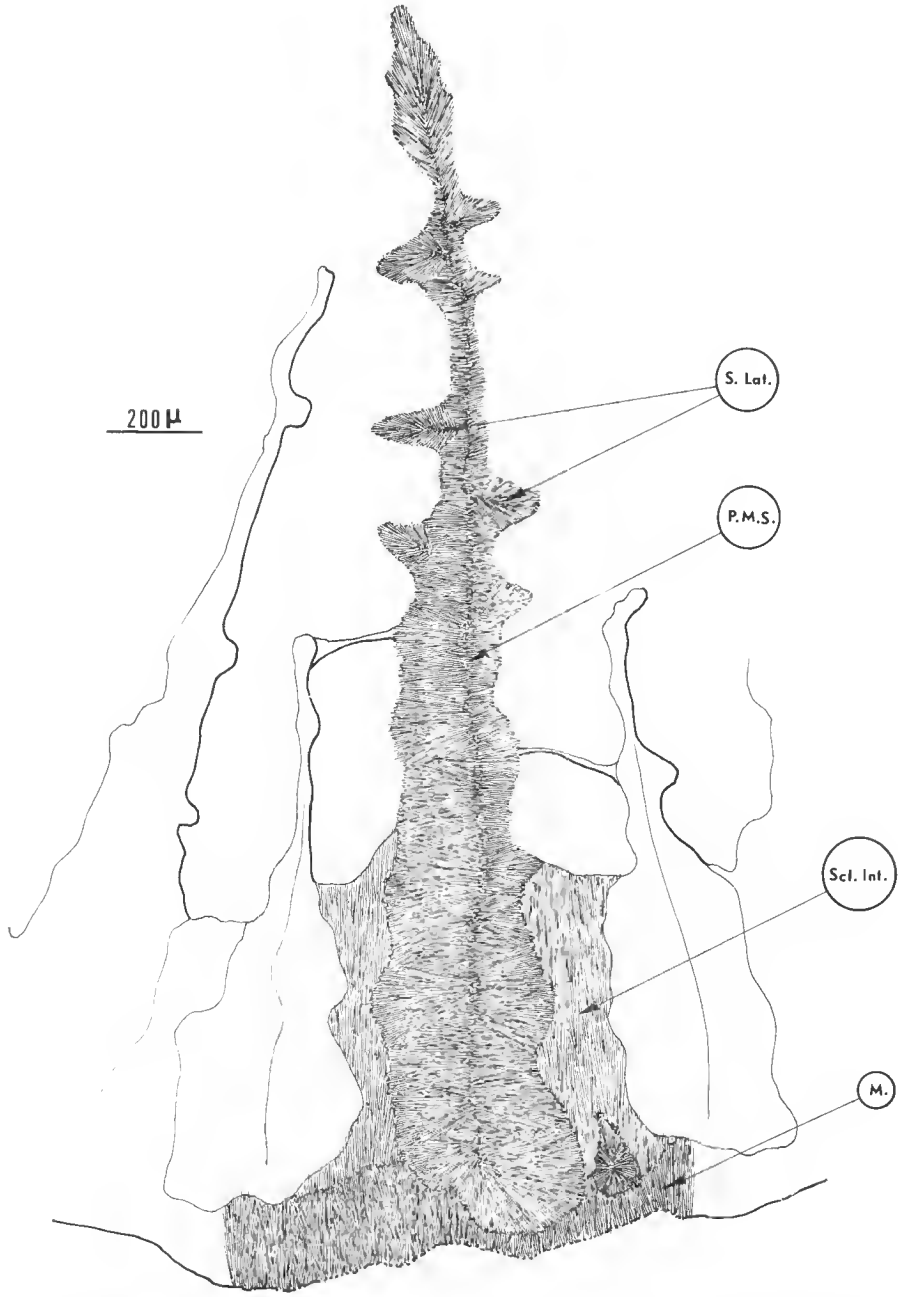

Fig. 22. — *Volzeia* (*Thecosmilia*) *badiotica* (Volz). Microstructure septale.
Plan médio-septal (P.M.S.) continu. Faisceaux fibreux peu différenciés. Sclérodermites latéraux irrégulièrement disposés, peu denses. Sur cette figure, l'ornementation latérale présente son développement maximal. Sclérenchyme interseptal en voie de régression (Scl. Int.). Muraille (M) vraie ; sans évolution depuis le début de l'ontogenèse.

A ce stade, les éléments radiaires majeurs présentent le plein développement de leur ornementation (fig. 22). Les faces latérales portent de forts granules généralement élevés et rectilignes, dont les axes de convergence se détachent presque à angle droit du plan médio-septal. L'épaisseur des zones septales libres est assez variable sur une même section : la figure 22 représente une situation moyenne, où il se produit une régulière atténuation de la cloison en direction axiale. On observe assez fréquemment un changement net d'épaisseur au passage zone thécale-lumen, la cloison prenant alors un aspect plus grêle, persistance du phénomène qu'on a pu noter dans les stades initiaux.

Les trois composants de la structure thécale sont encore présents. La seule évolution observable est la régression du sclérenchyme interseptal : les régions septales intrathécales et la muraille proprement dite ont conservé le même développement que dans les premiers stades de l'ontogenèse.

Il importe de noter qu'entre les tout premiers stades de l'ontogenèse et la première division, la microstructure septale observée dans la série de référence ne subit pratiquement aucune évolution. L'existence de faisceaux fibreux bien nets (peut-être un peu moins aigus que dans les stades jeunes) demeure une caractéristique des cloisons à leur plein développement.

L'indépendance des faisceaux fibreux de part et d'autre du plan médio-septal confirme l'absence de différenciation trabéculaire.

Modalités de la fissiparité

C'est une dichotomie (en général) dont les premiers indices apparaissent assez tôt, par une forte inflexion des bordures internes des cloisons vers les deux futurs centres. Formant le petit axe de l'ovale que représente à ce stade la section, deux cloisons s'affrontent par leurs bords axiaux, qui se trouvent réunis par la mise en place d'un dépôt de sclérenchyme fibreux, sous forme de faisceaux convergents pouvant atteindre une grande taille (300-400 μ). On observe ensuite la différenciation progressive de cloisons néoformées, insérées sur les faces latérales des deux septes affrontés. Leur apparition commence au milieu du plan ainsi formé, à l'emplacement de l'ancien centre de la cavité calicinale. De là, elle progresse simultanément vers les régions externes. La microstructure des nouvelles cloisons est immédiatement conforme à celle qui a été décrite ci-dessus, bien que leur ornementation soit très réduite.

Observation sur les morphotypes actuellement inclus dans ce terme spécifique

Les nombreuses sections isolées et séries de section réalisées sur du matériel provenant du Sett-Sass permettent d'établir, à partir des coupes de référence, une suite continue de variations microstructurales, dont le terme ultime présente un aspect assez différent du type décrit ci-dessus. On peut néanmoins ramener les éléments de variation à : une réduction du sclérenchyme interseptal pouvant aller jusqu'à sa complète disparition, la muraille vraie n'étant, au contraire, nullement affectée par ce processus ; une réduction presque totale également de l'ornementation latérale.

On doit bien observer que le plus grand nombre des spécimens présente une microstructure septale intermédiaire entre celle de la série de référence (qui correspond exactement à la description de Volz) et la section figurée ici (fig. 23), où toute ornementation

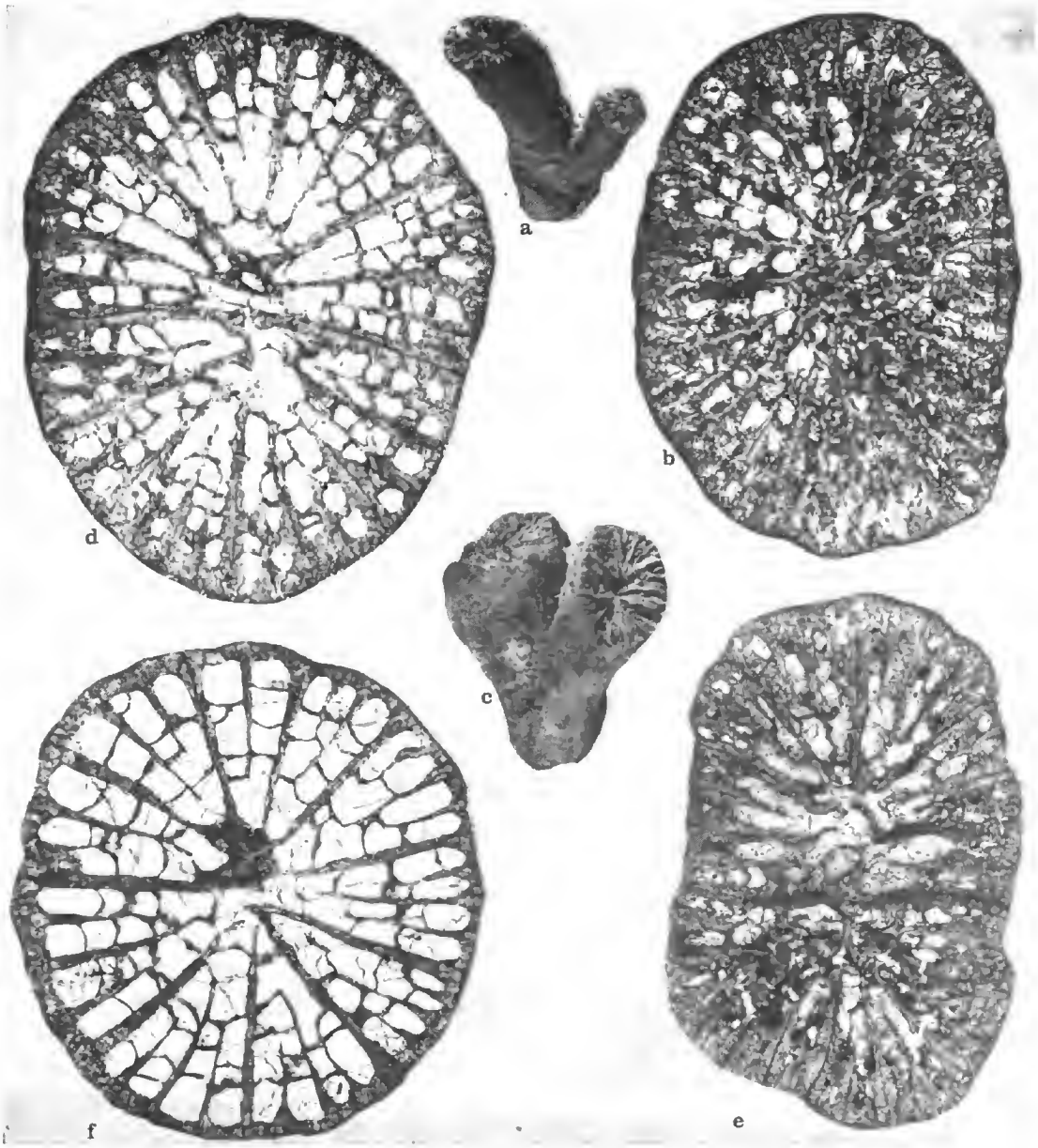

Fig. 23. — Variabilité dans le groupe *T. sublaevis-badiotica*.

a : *T. sublaevis* (3 ×). b : Section transversale de a. (Joisons présentant de fortes nodosités latérales (cf. fig. 24, la variabilité de l'ornementation sur ce même spécimen). c : *T. badiotica* (2 ×). d-e-f : Variabilité microstructurale. L'ornementation latérale, encore présente en d, est très réduite en e, pratiquement disparue en f. Comparer avec l'évolution microstructurale de *T. sublaevis* (fig. 24), ainsi qu'avec la microstructure du type de *T. subdichotoma* (fig. 17).

septale a disparu. Une fois encore apparaît la difficulté d'établir la signification taxinomique de ces variations à partir des thanatocoenoses très fragmentées qui forment le matériel sur lequel ont été établies ces données. On ignore en particulier si la réduction du sclérenchyme interseptal entre les stades initiaux et la première division se poursuit dans tous les cas jusqu'à la disparition complète de ce tissu. Bien que la majorité des sections en soit dépourvue, aucun spécimen n'a permis de suivre cette évolution de façon continue jusqu'à son terme.

Comparaison avec les sections obtenues sur le type de Thecosmilia subdichotoma *(Münster)*

Lorsque dans la série dont il est question ci-dessus, le sclérenchyme interseptal a complètement disparu, et que l'ornementation latérale est réduite, on ne peut manquer de remarquer la similitude qui apparaît alors entre une telle microstructure et celle de l'holotype de *T. subdichotoma* (Münster). La comparaison des cloisons figurées en 21 d et 23 f ne fait apparaître que de bien faibles différences, dont la valeur comme critère spécifique semble tout à fait insuffisante.

Dans les deux cas, en effet, la microstructure septale est tout à fait identique : tissu fibreux continu de part et d'autre d'un plan médio-septal rectiligne. L'aspect légèrement rhopaloïde des bordures internes du spécimen de Münster ne semble nullement significatif d'une différence réelle, cette morphologie des bordures pouvant également être observée chez des spécimens appartenant indubitablement à l'espèce de Volz.

Comparaison avec Thecosmilia sublaevis *(Münster)*

L'étude des coupes fournit également pour cette espèce un très bon exemple d'évolution continue entre des microstructures septales correspondant à la définition de l'auteur initial et des états qui en sont notablement éloignés.

Ainsi, les trois figures 24 a, b et c représentent des cas de microstructure septale qui coexistent à divers niveauxd' un même spécimen, en l'occurrence, celui qui est figuré en 23 a.

On peut donc constater, sans qu'il y ait place pour aucune ambiguïté puisqu'il s'agit d'un seul polypiérite, que le phénomène signalé ci-dessus à propos d'un groupe d'échantillons peut se reproduire au cours du développement d'un individu. On observe, en effet, de 24 a à 24 c la disparition complète du sclérenchyme interseptal, ainsi qu'une réduction considérable de l'ornementation latérale. Les très volumineux sclérodermites latéraux visibles en 24 a et b ne représentent plus en 24 c que de très faibles ondulations des faces latérales.

On aboutit alors à une morphologie septale tout à fait analogue à celle des deux autres espèces en question dans ce chapitre.

A noter enfin que la correspondance des données microstructurales est confirmée par l'étude de la division fissipare, qui se réalise selon un processus en tous points identique à celui qui a été décrit à propos de *Thecosmilia badiotica*.

Proposition taxinomique

Au cours de ce chapitre est apparu, sous trois termes spécifiques différents, un type microstructural dont l'homogénéité est incontestable. Aucune section en effet ne fournit

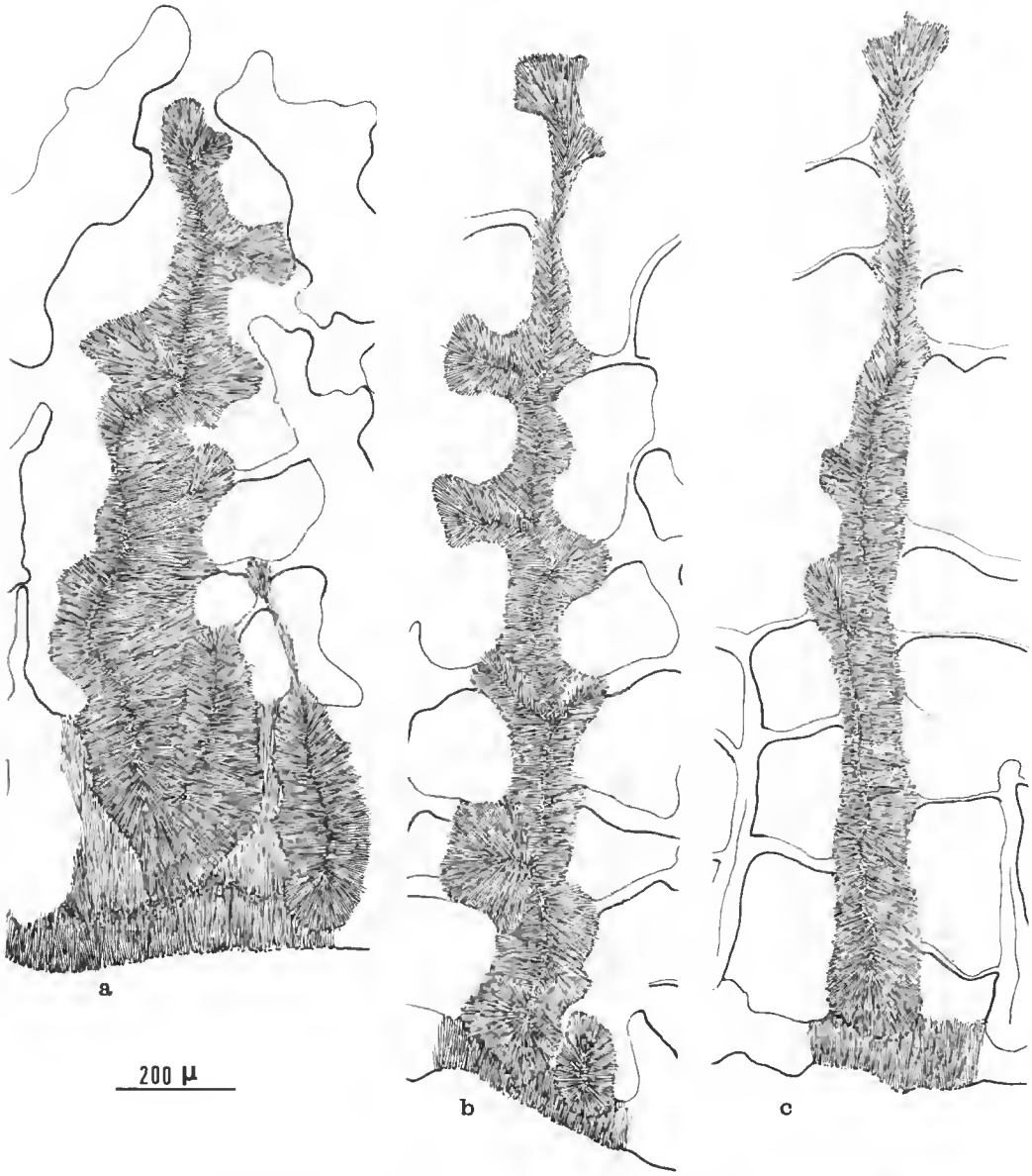

Fig. 24. — Variabilité microstructurale de *Volzeia* (*Thecosmilia*) *sublaevis* (Münster).
a, b, c : Microstructures observées sur des sections successives du même spécimen (fig. 23 a). Le développement des sclérodermites latéraux subit une évolution considérable, cette réduction pratiquement complète de l'ornementation latérale ne change cependant rien à la microstructure de la cloison proprement dite. Noter également la disparition totale du sclérenchyme interseptal entre a etc.

d'exception au principe d'édification des cloisons de tous ces polypiérites : faisceaux de fibres convergentes, normaux aux parois externes des cloisons, les apex des faisceaux étant groupés selon un plan absolument continu.

De ce plan se détachent irrégulièrement des axes de convergence correspondant à la formation sur les faces latérales de granulations plus ou moins développées, mais demeurant toujours distinctes et libres entre elles.

La division de ces polypiers coloniaux se réalise par mise en place dans la cavité générale de cloisons néoformées, insérées sur les faces latérales de deux cloisons majeures affrontées (dans le cas d'une dichotomie simple), réunies par un massif sclérenchymateux.

Compte tenu des définitions précisées ci-dessus (cf. p. 335), il est évident que le terme *Thecosmilia* est tout à fait inadéquat pour désigner les polypiers décrits dans ce chapitre. L'absence de trabécules et à fortiori des carènes septales correspondantes place ceux-ci dans un tout autre cadre.

J'ai proposé (1966 : 126) d'utiliser un terme générique spécial (*Volzeia*) pour désigner les polypiers correspondant à la définition ci-dessus. L'analyse qui vient d'être présentée, en montrant l'extension de ce type structural à d'autres termes spécifiques, en confirme donc la nécessité. Le choix de *Thecosmilia badiotica* Volz comme espèce-type de ce genre nouveau nécessite cependant une certaine justification.

Nous avons vu en effet que l'analyse du type de *Lithodendron subdichotomum* Münster a révélé une microstructure septale correspondant à la définition générique envisagée. On pourrait donc préconiser l'utilisation de ce terme spécifique comme type du nouveau genre proposé, remarquant en outre que l'existence de sections très comparables à ce type chez *T. sublaevis* et *T. badiotica* représente un argument pour faire tomber ces deux termes en synonymie avec *T. subdichotoma* (Münster).

Je ne pense pas qu'une telle procédure fournisse une base favorable à l'amélioration de notre connaissance de la structure de ce groupe complexe. On remarque, en effet, qu'en démontrant l'unité de cet ensemble au niveau générique, les observations ci-dessus ont également eu pour résultat de révéler l'insuffisance des critères spécifiques utilisés jusqu'ici pour le subdiviser.

Or actuellement, le seul terme qui soit connu par une série ontogénique complète, correspondant avec certitude à la conception de l'auteur original, est *Thecosmilia badiotica* Volz. Établie sur un abondant matériel (susceptible d'être encore accru par des recherches sur les gisements originaux dans la perspective d'un essai de subdivision du terme générique proposé), la série de référence de *Thecosmilia badiotica* Volz fournit la meilleure base actuellement possible à la définition du genre *Volzeia*.

Le groupe de formes susceptibles d'entrer dans ce genre paraît donc maintenant beaucoup plus vaste que lors de sa définition. L'interprétation des différences qu'on observe par rapport à la série-type et la définition des taxons de rang spécifique sortent évidemment du cadre de ce mémoire. Ce cas illustre particulièrement bien la possibilité de dégager un cadre systématique au niveau générique préalablement à une subdivision plus poussée, fondée sur des variations morphologiques dont l'interprétation demeure difficile. Les variations dans le développement des éléments ornementaux, qui fournissent en général la base des subdivisions spécifiques, se révèlent, en effet, trop considérables au cours de l'ontogenèse d'un même individu pour qu'on puisse espérer obtenir une représentation correcte de ces taxons autrement que par une étude méthodique de l'amplitude de ces variations

individuelles. Ceci n'a évidemment rien de particulier aux Madréporaires mais, par contre, les modalités de leur développement les rendent, mieux que d'autres groupes, sujets à ce genre d'études pour lesquelles la réalisation de lames minces sériées s'avère indispensable.

Microstructure, gemmation et affinités de *Volzeia fritschi* (= *Hexastraea fritschi* Volz, 1896 : 91, pl. XI, fig. 14-20)

Morphologie et microstructure

Il existe à Seelandalp une forme coloniale édifiant des massifs dendroïdes, dont les polypiérites de petit diamètre (4-5 mm) présentent une structure septale et des modalités de gemmation tout à fait conformes aux définitions qui viennent d'être proposées pour le genre *Volzeia*.

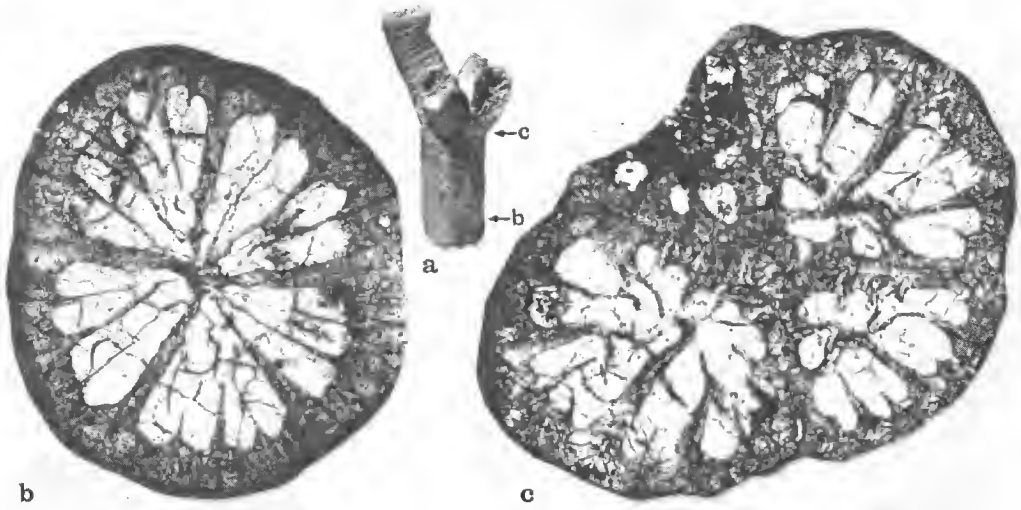

Fig. 25. — *Volzeia* (*Hexastraea*) *fritschi* (Volz).
a : Morphologie (3 ×). b : Section transversale (voir également fig. 26). c : Gemmation : cloisonnement préliminaire de la cavité générale par un massif de sclérenchyme axial. Différenciation progressive des éléments radiaires néoformés à partir de l'axe (2 ×).

Les sections figurées en 25 b et c, ainsi que la figure 26, montrent des polypiérites circulaires, pourvus d'une très épaisse muraille fibro-radiée dans laquelle viennent s'insérer les extrémités périphériques très développées des éléments radiaires. La morphologie de ces derniers est également très caractéristique. On oppose aisément des cloisons majeures, assez fortes mais régulièrement atténuées, presque cunéiformes dans leur partie libre, à des septes mineurs beaucoup plus fins. La régularité de cet appareil septal entre pour beaucoup dans l'aspect morphologiquement remarquable de l'espèce en question. Toutes ces

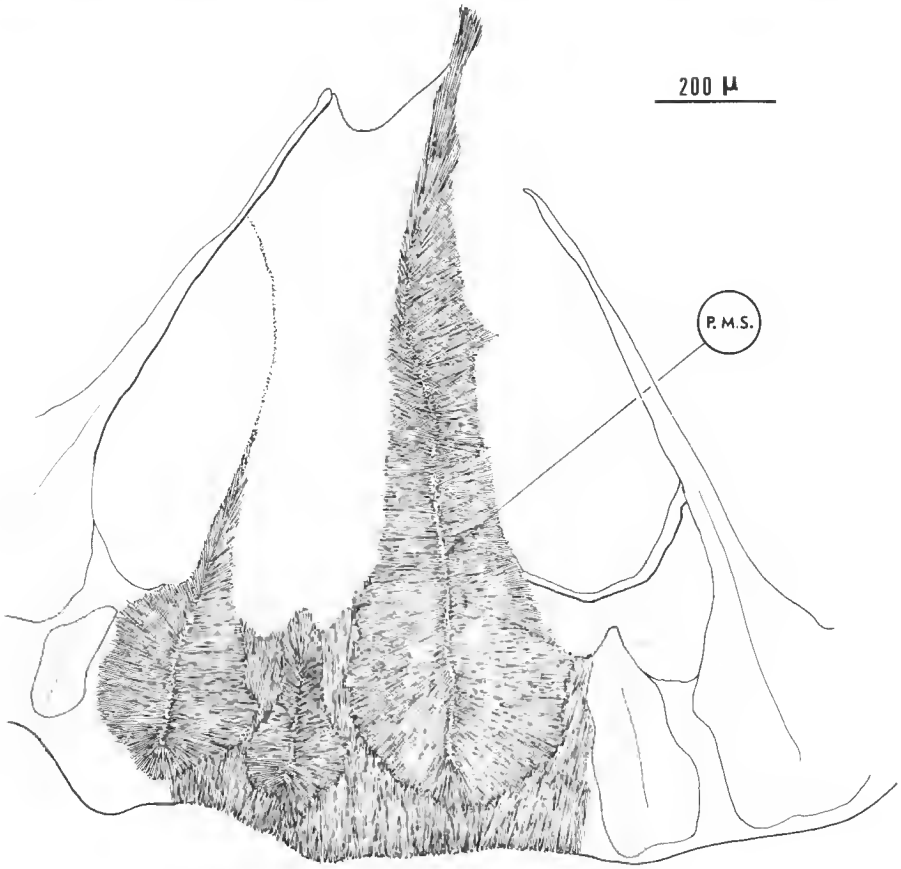

Fig. 26. — *Volzeia* (*Hexastraea*) *fritschi* (Volz).
Microstructure septale. Plan médio-septal continu (P.M.S.). Structure thécale simple. Comparer avec la structure septale en système divergent complexe de *Protoheterastraea leonhardi* (Volz) (Cuif, 1972 : 259, fig. 23, c).

cloisons sont en outre caractérisées par le grand développement de leur bordure périphérique, incluse dans la structure thécale.

Autre élément caractéristique, surtout vis-à-vis des types précédents : l'endothèque est exclusivement tabulaire.

Modalités de la gemmation

Une gemmation polycentrique est extrêmement fréquente, pour ne pas dire la règle dans ce type structural. Le dépôt de sclérenchyme axial se réalise de la façon décrite ci-dessus pour *T. badiotica* et les autres formes du groupe. Ensuite, apparaissent simultanément sur chaque cloison, en direction centrifuge, des éléments radiaires néoformés qui complètent l'appareil septal dans les cavités générales secondaires (fig. 25 c).

Position systématique de ce type structural

Volz (1896 : 91) nomme *Hexastraea fritschi* un spécimen de provenance douteuse, à partir duquel il a pu fournir une description et une figuration qui correspondent aux observations ci-dessus (cf. Volz, fig. 14 à 20, pl. XI).

L'absence de l'échantillon original constitue bien évidemment un handicap dans l'identification de cette espèce, mais ses caractéristiques morphologiques sont si accusées (en rapport avec l'emploi du terme *Hexastraea* par Volz) que le risque de confusion s'avère très faible. L'emploi du terme générique *Hexastraea* suscite, en revanche, les remarques suivantes :

Nous avons vu (Cuif, 1972 : 258 à 268) que ce terme — maintenant *Protoheterastraea* Wells, 1937 — présentait des caractéristiques microstructurales et ontogéniques très accusées, tout à fait étrangères à la famille des Stylophyllidae. Elles n'apparaissent pas dépourvues de rapport avec celles du genre *Volzeia*, tel qu'il est maintenant conçu.

Les différences sont évidentes quant à la structure des cloisons majeures, qui sont chez *Protoheterastraea* des systèmes divergents très nets, séparés de la région thécale par une zone intermédiaire totalement absente ici.

Les points de rapprochement n'en sont pas pour autant négligeables : similitude dans l'organisation libro-radiée de la très épaisse structure thécale ; modalités entièrement comparables de la gemmation chez les *Protoheterastraea* et les *Volzeia*, y compris la dernière forme décrite : *V. fritschi*.

Les différences structurales portant sur les éléments radiaires écartent le terme *Hexastraea fritschi* du genre *Protoheterastraea* où il était jusqu'ici classé, mais ces caractéristiques lui font prendre place très nettement dans le genre *Volzeia*.

Les particularités morphologiques remarquablement constantes des spécimens examinés écartent tout à fait ce terme spécifique du groupe d'espèces qui a été étudié ci-dessus, augmentant par là-même la représentativité du terme générique qui le contient.

Thecosmilia granulata (Münster)

= *Cyathophyllum granulatum* Münster, 1839 : 37, pl. II, fig. 24.

Dans une étude consacrée à ce terme spécifique (Cuif, 1968 : 622-626, pl. XXXIII-XXXIV), j'ai pu montrer, par un examen des échantillons originaux des auteurs successifs, que l'usage de faire référence au travail de Klipstein pour l'origine de l'espèce était dû à Laube (1865) et constituait une attribution erronée. Le véritable auteur du terme est Münster, 1839.

Le rappel descriptif ci-dessous réunit l'essentiel des observations réalisées lors de cette étude, dans la mesure où ces notations sont utiles pour une comparaison avec les formes décrites dans le présent travail.

Structure septale

Les cloisons sont minces à leur bordure distale, nombreuses (150 pour un diamètre de 6,5 mm), et présentent une section fuselée dans les stades avancés de leur ontogenèse.

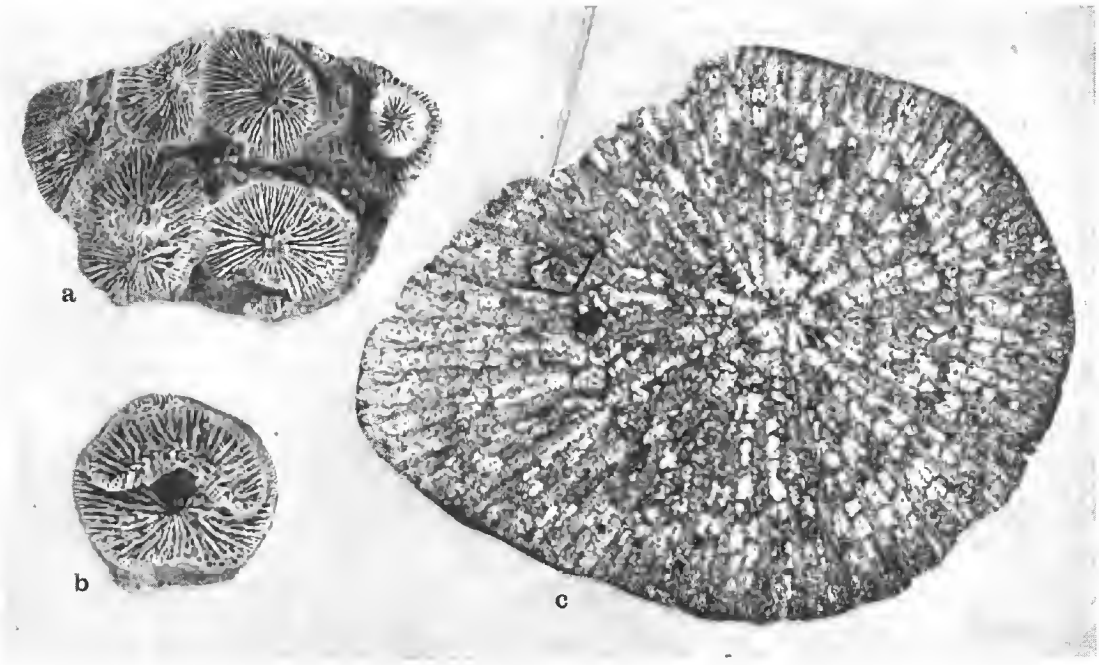

Fig. 27. — *T. granulata.*
a : Topotype du Sett-Sass (3 ×). b : Figure de réjuvenescence (3 ×). c : Section transversale (15 ×).

Ordinairement droites, elles prennent des formes incurvées ou sigmoïdes au cours des phases de gemmation.

Ces cloisons sont édifiées par des trabécules parfaites, verticales au bord externe, et s'infléchissant nettement vers l'axe au cours de leur croissance. Elles demeurent jointives sur la plus grande partie de leur cours : les cloisons sont alors compactes. La bordure interne, par contre, montre une dissociation des extrémités distales des trabécules, dont les pointes se projettent alors librement dans la cavité générale. On peut donc observer des lacunes dans la bordure interne des cloisons, qu'elles soient majeures ou d'ordre inférieur. Pour les septes majeurs, ce phénomène conduit en outre à l'édification d'une structure axiale spongieuse plus ou moins dense.

Il importe de souligner que ce phénomène de dissociation trabéculaire n'affecte qu'une minime partie de l'appareil septal, qui demeure fondamentalement compact.

L'ornementation septale est formée de granules aigus, fins et très élevés, particulièrement développés à la bordure interne des faces latérales. Celles-ci prennent alors un aspect barbelé très caractéristique (cf. fig. 28).

Ces épines latérales peuvent atteindre 50 μ de hauteur, tout en ne mesurant que 8 à 10 μ de diamètre. Leur formation paraît relever d'un tout autre processus que celui décrit à propos de la structure des granulations latérales chez les polypiers décrits jusqu'ici dans ce travail. Elles ne présentent, en effet, aucun axe de convergence, ni même aucune trace

de structure fibreuse. En coupe, pour autant que leur histologie puisse être précisée compte tenu de leur taille, elles montrent une structure granulaire irrégulière. Ces observations suggèrent que les épines latérales de *T. granulata* ne sont pas produites par isolement d'un axe de convergence secondaire à partir des trabécules formant la structure septale, mais sont mises en place secondairement, en même temps que le tissu indifférencié qui se dépose en fin d'ontogenèse septale.

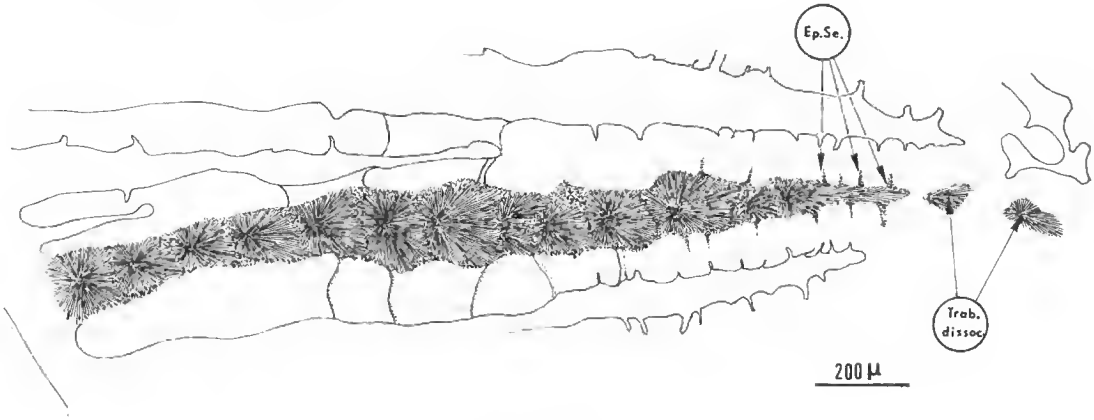

Fig. 28. — *T. granulata.*
Microstructure septale. Système simple de trabécules légèrement dissociées à leur bordure interne. Noter les granulations épineuses très fines et aiguës.

Division

Les modalités de la division apparaissent nettement sur la figure 27 c (flèche), de même que sur la vue calicinale (27 a). On peut observer que, contrairement aux observations réalisées jusqu'ici, l'individualisation du nouveau centre n'est pas annoncée par une évolution morphologique des structures septales.

En effet, sans qu'il y ait inflexion des cloisons ou un quelconque phénomène préparatoire, la localisation du futur centre secondaire se produit par l'apparition d'une lacune dans un élément radiaire. Les cloisons voisines s'infléchissent alors progressivement, accentuant ainsi le processus de différenciation. On doit noter que celui-ci comporte obligatoirement, quant à la structure septale, une inversion complète du sens d'inflexion des trabécules. En effet, celles-ci, inclinées jusque-là vers l'axe du calice principal, vont s'infléchir (pour la moitié périphérique de la région isolée) vers le centre du calice secondaire en formation.

Cette évolution structurale des cloisons participant au processus de division est en corrélation avec un épaississement des régions où se réalise l'inversion, conduisant à l'édification d'une muraille septo-thécale, plus ou moins renforcée par du sclérenchyme. L'édification de cette muraille progresse symétriquement vers les bords de la cavité générale primaire, isolant alors complètement les lumens relatifs aux deux centres.

La régularisation des appareils septaux se produit ensuite par intercalation d'éléments radiaires néoformés entre les cloisons originaires du calice initial.

Différence de ce processus de division avec celui observé chez les espèces étudiées jusqu'à présent. Corrélation avec les caractères différentiels portant sur la structure septale

L'examen des modalités de division de *T. granulata* fait apparaître une grande différence avec les processus observés jusqu'ici. Le point essentiel est qu'on n'observe aucun dépôt de sclérenchyme axial, donc aucune partition préliminaire de la cavité générale.

L'apparition des cloisons néoformées est très différente également : ici, elles ne s'insèrent pas sur des éléments radiaires issus du polypiérite initial, mais sur une muraille septothécale qui joue donc le rôle majeur dans la définition des polypiérites secondaires.

De ce point de vue, *T. granulata* est donc tout à fait distinct du groupe *subdichotoma-badiotica-sublaevis* auquel Volz l'associe.

La structure septale parfaitement trabéculaire représente également un critère différentiel fondamental entre *T. granulata* et les trois formes étudiées précédemment dans ce chapitre.

La position de ce type structural est d'ailleurs actuellement très isolée. Il ne peut s'intégrer au genre *Thecosmilia* au sens actuel par sa structure septale en trabécules monoclinales et les particularités de son ornementation latérale (absence de carène). Aucun des termes génériques jusqu'à présent examinés ne peut lui être affecté.

Bien que la création d'un terme générique approprié paraisse donc nécessaire, il me semble préférable d'en différer la définition jusqu'à ce que nous soyons en possession d'une meilleure connaissance des faunes extérieures aux gisements des Dolomites. La principale raison en faveur de cette solution d'attente est que le matériel étudié à propos de *T. granulata* n'est pas très abondant (15 à 20 spécimens plus ou moins fragmentés). De ce fait, on ne peut que très imparfaitement juger, actuellement, de l'extension et de la variabilité de ce type structural, ni par conséquent de ses rapports avec des formes mésozoïques déjà connues (mais dont les microstructures peu apparentes ne permettent pas une comparaison précise).

Sous-genre **MARGAROSMILIA** Volz, 1896

La méthode de subdivision utilisée par Volz (voir p. 336) le conduit à distinguer, parmi les formes phacélo-dendroïdes rangées jusqu'ici dans le genre *Thecosmilia*, un groupe de formes caractérisées par la possession de trabécules idiomorphes.

Cette subdivision, parfaitement symétrique de celle qui avait dirigé la distinction des sous-genres *Montlivaltia* s. s. et *Margarophyllia* (cf. Volz : 21), se trouve ici beaucoup mieux illustrée que dans le genre *Montlivaltia* par l'importance des formes qui entrent dans le nouveau taxon. Les trois principaux termes spécifiques qui y sont distingués jusqu'à présent représentent, en effet, une part importante des Madréporaires dendroïdes de cette époque, tant par le volume des colonies édifiées par ces espèces, que par leur répartition dans les divers gisements.

Diagnose originale

Les caractères principaux du sous-genre préconisé par Volz sont les suivants :

Cloisons : Édifiées par deux groupes divergents de trabécules. Un « Urseptum » reliant les trabécules individualisées peut éventuellement être observé. Les faces latérales portent des files verticales de granules, en rapport avec les trabécules. Une disposition en rangées horizontales, en rapport avec la croissance, existe également mais moins nette que la précédente.

Muraille : Une pseudo-thèque, extraordinairement mince et de ce fait le plus souvent érodée. Elle n'est jamais renforcée par du sclérenchyme secondaire.

Endothèque : Bien développée ; vésicules dissépimentaires dans tout le lumen.

Avant tout, il convient de souligner l'exactitude et la finesse de ces observations. L'interprétation de la structure septale (fig. 18), sa formulation claire accompagnée de figuration représentent une analyse structurale très supérieure aux descriptions habituellement rencontrées à cette époque.

Le caractère contradictoire de ces deux premières notations n'en apparaît que plus accusé. Dans l'interprétation trabéculaire de la structure septale, telle que Volz la figure (p. 19, fig. 18), il n'y a, en effet, aucune place pour un « Urseptum » conçu comme un plan continu, tel qu'il est apparu de façon très caractéristique chez *Thecosmilia badiotica* par exemple (cf. p. 345). La présence de trabécules parfaites dès les premiers stades de l'ontogenèse implique en effet l'existence d'une série d'axes de convergence entièrement distincts. Quelle que soit l'orientation du plan de coupe et la position de celle-ci dans le polypiérite, ces axes ne doivent jamais, dans une structure purement trabéculaire, apparaître réunis par un élément qui les contiendrait tous.

Sans préjuger de l'analyse des différents types que les auteurs ont réuni sous ce nom, on peut d'ores et déjà observer, à la seule lecture du mémoire de Volz, que la distinction préconisée par lui (et considérée comme fondamentale) entre formes possédant et formes dépourvues de trabécules n'est pas d'une parfaite netteté.

Subdivision du sous-genre *Margarosmilia* selon Volz

A la suite de cette diagnose, Volz propose une subdivision du nouveau terme subgénérique en fonction de critères essentiellement morphologiques :

— D'une part, un groupe *M. zieteni-confluens-richthoffeni*, caractérisé par la présence de cloisons à sections transversales en fuseau (la distinction entre les trois termes du groupe étant elle-même fondée sur les diamètres calicinaux et la « densité » de l'appareil septal).

— D'autre part, deux termes isolés : *M. hintzei*, à très fortes cloisons et calice elliptique ; *M. septanectens*, très caractérisé morphologiquement par l'anastomose de ces bordures septales internes.

C'est sur la base de cette subdivision, très généralement acceptée depuis sa parution, que seront présentées ci-dessous les données microstructurales correspondant aux plus importants de ces termes.

Margarosmilia zieteni et M. zieteni var. confluens

Historique

Les termes *zieteni* et *confluens* ont des origines très distinctes. *M. zieteni* apparaît dans l'ouvrage de Klipstein (p. 289), où sont désignées sous ce nom (dans le genre *Montlivaltia*) de petites colonies dendroïdes dont la description sommaire et les figurations peu précises (pl. XX, fig. 1) ne permettent pas, en l'absence du type, une assimilation avec de nouveaux spécimens. Un seul point semble assuré et concerne les modalités de la division. Celle-ci se produit par rapprochement progressif des bordures périphériques, sans mise en place d'un cloisonnement préalable de la cavité générale.

Malgré le caractère schématique de la figuration de Klipstein, l'existence des quatre calices confluents est bien apparente sur la figuration originale.

Or, cette observation présente une relative importance, car tous les auteurs ont reconnu, dans la faune des Dolomites, l'existence d'un type structural conduisant à la réalisation de séries polycentriques. Ainsi Münster (pl. II, fig. 16) distingue-t-il un *Cyathophyllum confluens* (terme repris par Laube, pl. V, fig. 5 sous le nom de *Montlivaltia confluens*).

Volz, à son tour, utilise le terme *confluens*, mais en le considérant comme une variété de l'espèce *zieteni*, dont il modifie le sens. Dans le chapitre consacré par Volz à la synonymie de *Thecosmilia* (*Margarosmilia*) *zieteni*, on constate, en effet, que se trouve incluse une forme décrite par Laube (pl. V, fig. 1) sous le nom de *Thecosmilia hörnesi* (fig. 29 a). Les caractères morphologiques de cette forme diffèrent très sensiblement de la figuration originale de Klipstein (cf. ci-dessous) : le diamètre des sections transversales des polypiérites peut atteindre 15-20 mm, alors qu'il demeurait limité à 8-10 mm chez tous les spécimens décrits jusque-là. Or on constate dans l'exposé de Volz que le terme *hörnesi* disparaît, mais que le sens de *T. zieteni* a subi une transposition qui le fait correspondre à la structure de *T. hörnesi*.

De cette évolution historique compliquée subsistent actuellement quatre échantillons originaux : A la Bayerische Staatssammlung de Munich : l'original de Münster (pl. III, fig. 16), n° As VII 44. A Vienne : l'original de Laube (pl. V, fig. 5) de *T. confluens*, n° 4457 ;

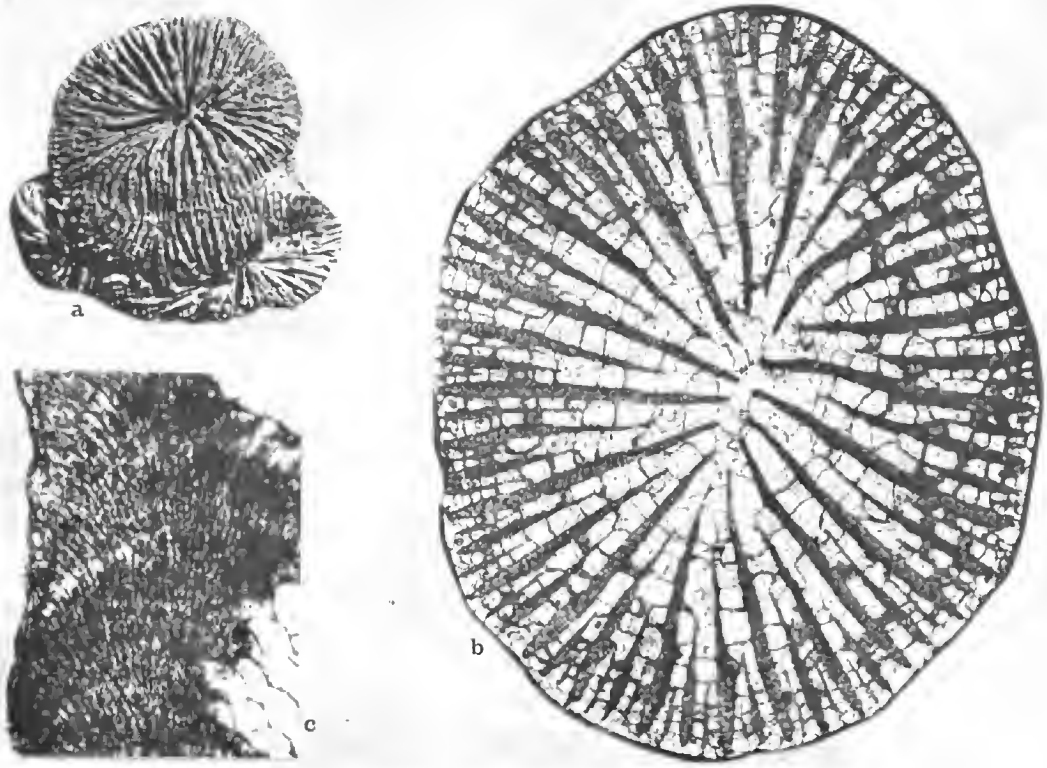

Fig. 29. — *Margarosmilia zieteni*.
a : Original de *Thecosmilia hörnesi* Laube (n° 4462, Geol. Bundesanstalt, Vienne) (2 ×). b : Section transversale (6 ×). c : Section longitudinale radiaire (6 ×).

l'original de *T. hörnesi* Laube (pl. V, fig. 1), n° 4462 ; un original non figuré de *Margarosmilia confluens*, collection Volz, n° 4460.

Proposition taxinomique

Il est clair que l'examen des originaux et l'application stricte des règles demanderaient que l'on restitue au terme *hörnesi* un sens qui s'est trouvé indûment déplacé par Volz. On ferait alors disparaître *T. zieteni* Volz, le terme *confluens* Münster reprenant son rôle spécifique entier.

J'ai rappelé ci-dessus que le sens actuel des termes en question était accepté de très longue date. Puisqu'il n'y a pas ambiguïté sur le matériel-type et que, par ailleurs, ce changement de nom spécifique rendrait peu lisibles bon nombre de citations de faunes parues dans des descriptions régionales, il est suggéré de conserver l'état de choses actuel, en précisant formellement que le spécimen-type de *Margarosmilia zieteni* est le n° 4462 de la collection du Geologische Bundesanstalt, original de *T. hörnesi* Laube.

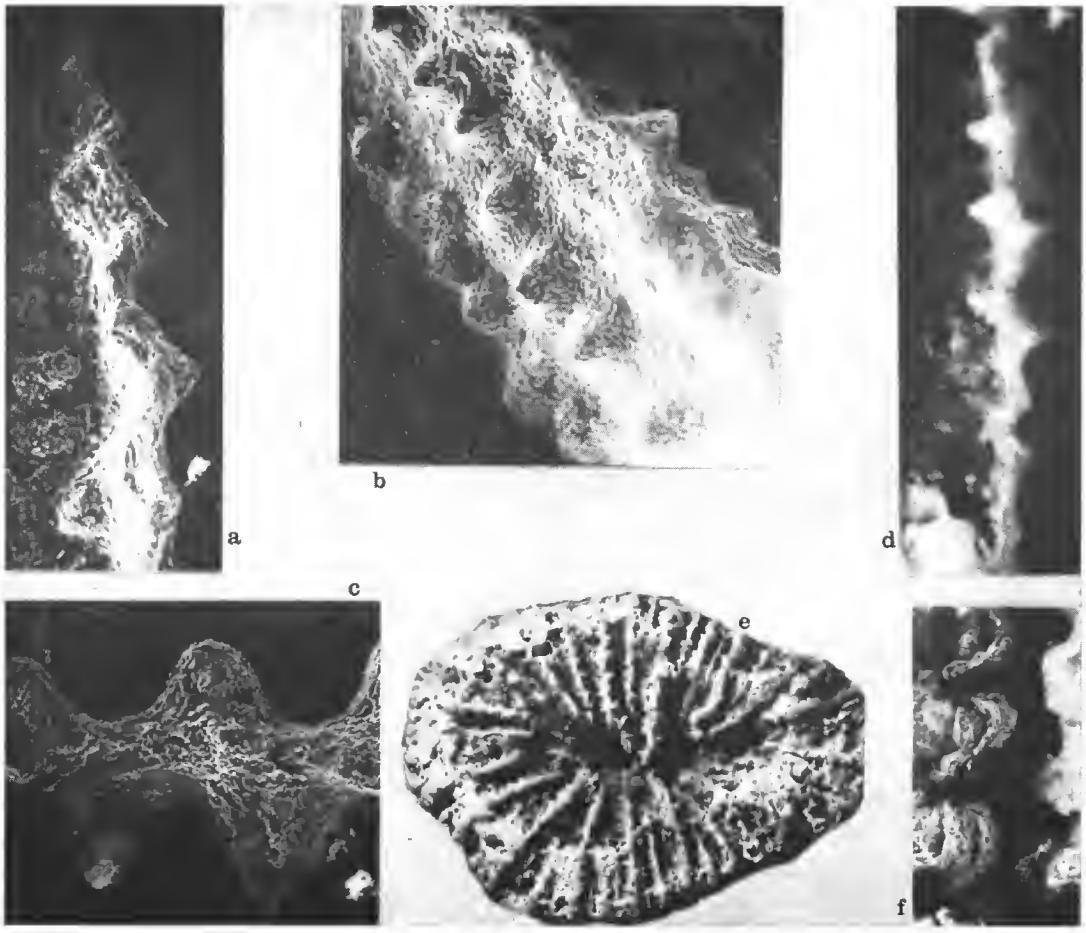

Fig. 30. — *Margarosmilia zieteni-confluens.*
a : *M. zieteni* : bordure distale d'une cloison. Zone médio-septale régulièrement plissée. b : Ornementation latérale : rangées de granules. Distance de deux granules voisins d'une même rangée : 250 μ. c : Disposition alterne des granules : leur écartement sur une même face septale correspond à celui de deux crêtes voisines. d : *M. confluens* : disposition alterne des granules septaux (100 ×). e : Vue calicinale (10 ×). f : Structure alterne de la zone médio-septale (100 ×).

Conception de Volz sur les rapports *zieteni-confluens*

Lors de divers recensements des espèces de Madréporaires fossiles, les auteurs ont été amenés à considérer, probablement sur la base de son ancienneté relative, le terme *confluens* comme espèce-type du genre *Margarosmilia*. Ce choix va tout à fait à l'encontre des intentions de Volz qui a nettement montré que, pour lui, la forme principale dont la structure fournit les caractères génériques est *Margarosmilia zieteni* (avec le sens qu'il donne à ce terme, comme il est précisé ci-dessus).

Contrairement à l'opinion de Diener (Foss. Catal., pars 13 : 23) ainsi que, par ail-

leurs, celle de J. W. Wells (1956 : 378), et Vaughan et Wells (1943 : 378), c'est en se basant sur cette forme que seront recherchées les caractéristiques microstructurales du genre.

Caractères microstructuraux de *Margarosmilia zieteni*

Cloisons : Entièrement compactes (cf. fig. 29 b), les cloisons demeurent toujours libres entre elles, d'un bout à l'autre du lumen. En section transversale, elles présentent un aspect en fuseau allongé, très légèrement dissymétrique, à bordure pratiquement lisse. Cette disposition est bien illustrée par la figure 29 b où apparaissent nettement les caractéristiques morphologiques de l'appareil septal.

Les faces latérales portent une très forte ornementation granulaire, dont la disposition en rangées (stades de croissance) est bien plus fréquemment apparente que l'alignement longitudinal correspondant à la structure septale. Ces granules, très élevés aux bordures distales (150-170 μ ; cf. fig. 30 b), y sont alors parfaitement distincts l'un de l'autre.

Au bord distal des cloisons, on peut observer, dans les cas de conservation favorable, une fine lame continue présentant des inflexions régulières en zigzag, les angles successifs étant distants de 100-130 μ (fig. 30 a).

On constate que c'est sur les crêtes verticales correspondant aux inflexions du bord distal que se différencient rapidement les granules ornementaux. Deux crêtes d'une même face septale sont distantes de 200-250 μ. L'écartement des granules doit évidemment être le même que celui des crêtes sur lesquelles s'insère leur axe. On peut vérifier, en effet, que deux granules voisins d'une même rangée ont leur sommet distant de 200 à 250 μ.

Il semble, d'ailleurs, qu'à cette alternance sur le plan horizontal s'ajoute une alternance verticale concernant le côté d'apparition des rangées de granules septaux. Ceux-ci apparaissent de façon relativement synchrone d'un même côté d'une cloison, donnant naissance aux rangées observées ci-dessus.

Sections transversales : Paradoxalement, la microstructure des sections transversales ne manifeste pas cette disposition fondamentalement alterne : on observe, en effet, une série presque monolinéaire de gros centres de convergence, distants de 200-250 μ, suggérant immédiatement la présence d'un système divergent de fortes trabécules simples groupées en série unique dans le plan médio-septal.

Sections longitudinales radiaires : La troisième direction de plan de coupe permet de synthétiser les deux groupes d'observations précédentes, en mettant en évidence l'existence d'une série d'axes de convergence longitudinaux dont l'écartement est de 100-120 μ, ce qui peut sembler surprenant puisque les centres observés en sections transversales sont distants du double. Or cette distance est précisément celle qui sépare deux crêtes successives de la zone médio-septale.

Interprétation : Les axes apparents, si bien visibles en coupe longitudinale radiaire (fig. 29 c), ne peuvent donc représenter des structures verticales correspondant aux centres de convergence visibles en coupe transversale. Dans cette hypothèse, en effet, ce seraient des axes réels, et leur écartement devrait correspondre à celui des centres observés, soit 200-250 μ.

L'écartement de ces axes apparents correspond, par contre, très exactement aux sections des inflexions successives de la zone médio-septale par le plan de coupe. Les axes

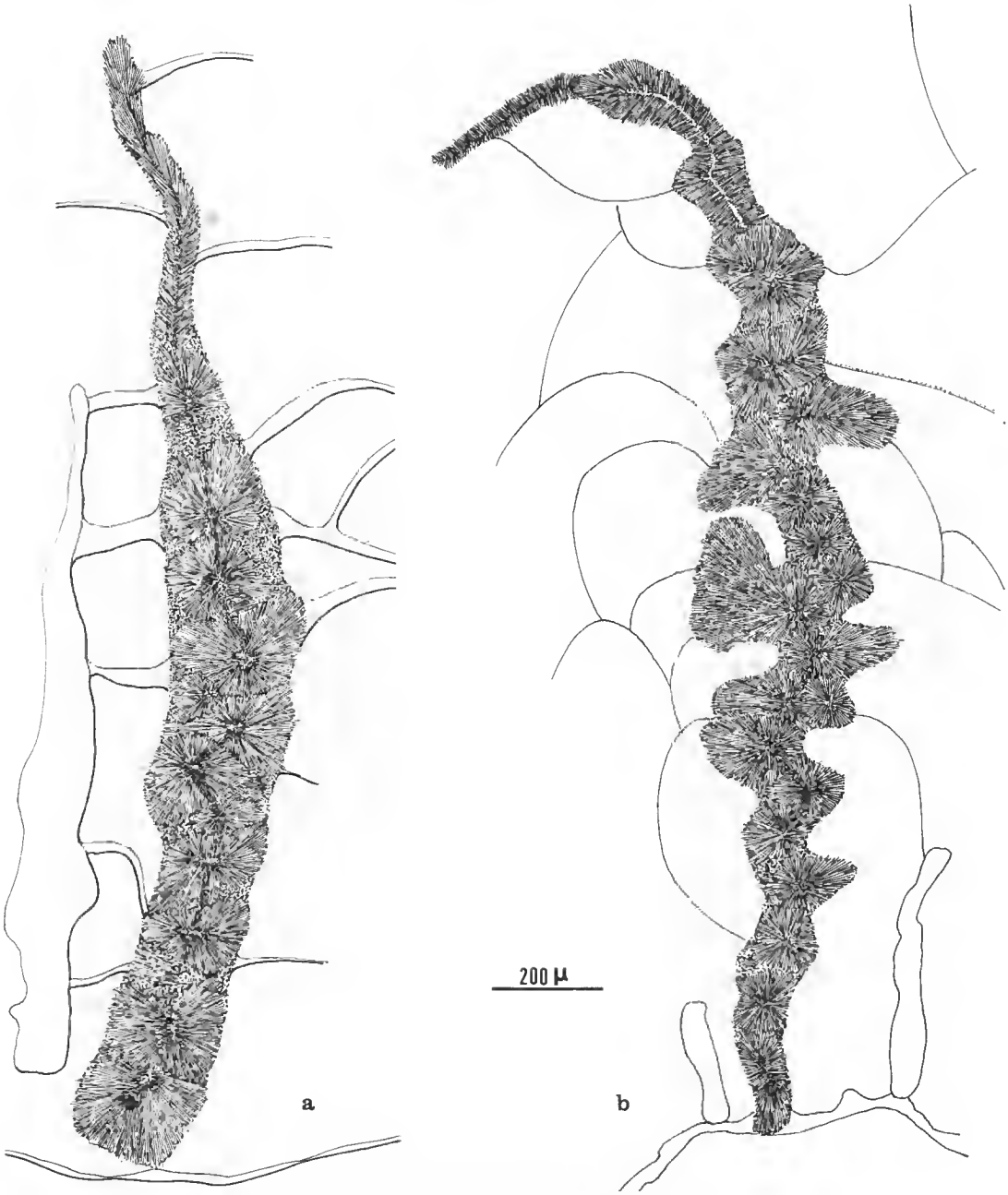

Fig. 31. — *Margarosmilia confluens.*
a : Microstructure septale en phase de croissance. b : Microstructure septale en phase de gemmation.

apparents ne correspondent donc pas à des axes réels, mais à la section longitudinale d'une zone ondulée continue.

La zone médio-septale étant histologiquement de type fibreux continu, à fibres disposées obliquement vers le haut, les sections de ce plan ondulé donnent une apparence de trabécules parfaitement distinctes. On conçoit que pour un essai de classification fondé sur le degré de différenciation des structures septales, la différence d'interprétation soit fondamentale.

Cette interprétation trouve une confirmation dans le fait que les sections longitudinales radiaires, compte tenu de l'inévitable obliquité du plan de coupe par rapport à la direction de croissance des cloisons, montrent toujours les deux types de zone en rapport avec les structures qui viennent d'être décrites. On peut ainsi observer, sur une seule coupe de ce type : les sections de la zone médio-septale, axes apparents distants de 100-130 μ, rigoureusement continus et parallèles ; la zone des granulations, où les axes de convergence relatifs à chaque sclérodermite latéral sont coupés obliquement, et dans laquelle le remplissage ultérieur par un tissu mal différencié donne aux structures squelettiques un aspect beaucoup moins net.

Du point de vue quantitatif, la zone des granulations prend rapidement une prépondérance très importante au cours de l'ontogenèse septale. Sur les coupes des stades tardifs, la zone médio-septale très fine, à partir de laquelle ils se sont différenciés, est pratiquement inapparente (sauf sur les coupes longitudinales radiaires où elle est mise en évidence par ses passages successifs dans le plan de coupe, déterminant les axes continus qui ont fourni le point de départ de cette analyse).

La suite de l'ontogenèse septale comporte uniquement un fort développement des sclérodermites latéraux qui, formant des granulations isolées dans les régions distales des cloisons (fig. 30 b et c), vont entrer en contact par leurs bords, formant alors l'essentiel de la structure septale.

Muraille et endothèque

Ces deux autres éléments structuraux ne jouent qu'un rôle relativement réduit dans l'édification du squelette. L'endothèque, bien développée, est répartie de façon très régulière et demeure toujours formée de très minces dissépiments.

La structure thécale, extrêmement fine, est posée sur les bordures externes des cloisons. Elle ne subsiste que lorsque des encroûtements précoces l'ont protégée de l'abrasion.

Modalités de la division chez *M. zieteni*

La multiplication végétative se réalise par une constriction progressive du calice initial. La muraille s'infléchit en deux points opposés, et l'accentuation de cette inflexion amène ces deux points en contact, isolant ainsi les deux polypiérites secondaires.

En corrélation avec cet isolement progressif, une incurvation des lames septales vers les deux futurs centres empêche la constitution d'une structure axiale. Le caractère principal de ce type de division est donc bien de ne pas comporter la mise en place, à aucun moment du processus, d'élément structural établissant une subdivision préliminaire du calice initial.

Caractères de *Margarosmilia zieteni* var. *confluens*

Les critères préconisés par Volz pour la distinction d'un terme *confluens* dans le genre *Margarosmilia* semblent de prime abord entièrement confirmés par l'examen des faunes des Dolomites. On observe, en effet, très fréquemment, au Sett-Sass par exemple, des colonies phacéloïdes ou dendroïdes dont le diamètre moyen de 5 à 8 mm établit une nette différence de taille avec les grosses colonies de *Margarosmilia zieteni*. L'interprétation de la structure septale fournie par Volz paraît elle aussi évidente : les sections transversales des cloisons montrent des centres de convergence parfaitement individualisés, disposés en série monolinéaire très irrégulière. Le terme *confluens* est, en outre, bien adapté à la description de la division chez cette espèce, où la réalisation de séries polycentriques est une constante.

L'observation du bord distal des cloisons met en évidence le même phénomène que chez *M. zieteni* : mise en place initiale d'une zone médio-septale continue, dont les ondulations horizontales sont accentuées par la différenciation des granules latéraux. Cette ornementation très développée sur les bordures distales (fig. 30 d et f) s'atténue rapidement, car le développement des granules les fait entrer en contact mutuel, donnant aux septes une section transversale assez régulière, et donc apparemment dépourvue d'éléments ornementaux. Ce principe de construction est identique à celui des cloisons de *M. zieteni*.

Mais, chez cette espèce, nous avons vu que les cloisons majeures ont une bordure distale régulièrement convexe vers le haut, à sommet situé dans la région moyenne du rayon calicinal, et constituent donc un système divergent symétrique.

Dans le type structural en question ici, la disposition de l'ornementation septale montre que la zone axiale du système divergent occupe une position beaucoup plus périphérique. Cette différence structurale, dont il est encore malaisé d'apprécier la valeur (et donc de la traduire en termes de hiérarchie taxinomique), est néanmoins supérieure, sans aucun doute, à une distinction du niveau de la variété telle que Volz l'établit entre *M. zieteni* et *M. confluens*.

En effet, outre la taille et cette différence de structure septale, on peut remarquer que la multiplication végétative est suffisamment rapide chez *M. confluens*, pour donner des séries à trois ou quatre centres, alors que la fissiparité simple était pratiquement la règle chez *M. zieteni*.

A noter également l'hypertrophie des sclérodermites latéraux (fig. 31 b), qui intervient chez *M. confluens* seulement au moment de la division. Probablement corrélatif d'un ralentissement de la croissance verticale, ce phénomène modifie fortement l'aspect des sections transversales des cloisons. Son déterminisme ou une éventuelle signification systématique ne peuvent être précisés actuellement.

Caractères du terme générique *Margarosmilia* Volz, 1896

La structure septale des polypiers rangés sous ce nom est caractérisée par la mise en place initiale (bord distal) d'une lame fibreuse continue dont les ondulations de part et d'autre du plan médio-septal déterminent des crêtes verticales à partir desquelles se différencient les granules latéraux. C'est donc une structure fondamentalement continue et alterne, dans laquelle, malgré les apparences fournies par les sections transversales, la structure trabéculaire parfaite n'est pas réalisée.

Les crêtes médio-septales ont une disposition en système divergent, pratiquement symétrique chez l'espèce-type.

Le processus de développement des cloisons comporte ensuite une phase de comblement des espaces intergranulaires : les sections transversales des régions proximales des polypiérites montrent donc des centres de convergence (structures sphérolitiques correspondant aux granules) noyés dans un tissu qui donne aux cloisons leur profil régulièrement fuselé.

A noter que cet aspect fusiforme peut être plus ou moins symétrique selon la position de la zone de divergence de la cloison.

Il n'y a ni synapticule, ni structure axiale : l'endothèque est exclusivement dissépimentaire.

La muraille est une épithèque très fine reposant sur les bordures périphériques des éléments radiaires.

Le groupe d'espèces *zieteni-confluens*, qui réalise ce schéma structural, est probablement plus complexe au niveau spécifique. Si le premier terme semble bien correspondre à un type homogène, le second présente au contraire une variabilité qui nécessite une étude particulière avant sa subdivision.

Margarosmilia septanectens (Loretz), 1875

= *Cladophyllia septanectens* Loretz, 1875 : 828, pl. XXIII, fig. 3.

De création plus récente que celles du même groupe, cette espèce est pourvue de caractéristiques morphologiques suffisantes pour éviter toute ambiguïté lors de la détermination de nouveaux spécimens. Tous les auteurs, à la suite de Volz (qui en donne page 37 une bonne description), ont reconnu l'existence d'un type structural conforme à l'original de Loretz (conservé à la Bayerische Staatssammlung sous le n° As XIV-2).

Ce spécimen, représenté partiellement figure 32 b, présente de petits polypiérites dendroïdes de 5-7 mm de diamètre, dont les éléments radiaires, très granulés, s'anastomosent par leurs bordures internes.

Structure septale

Les cloisons présentent une structure trabéculaire parfaite, déjà interprétée par Volz. Organisées en système divergent très dissymétrique, les trabécules ont 80 μ de diamètre environ, écart correspondant à celui de deux granules septaux voisins.

L'étude de l'évolution structurale des cloisons au cours de leur développement montre un autre caractère intéressant. Nombre de types examinés jusqu'ici présentaient, en effet, une disparition progressive de l'ornementation au cours de la croissance septale. Les bordures distales étaient très ornementées, les sections effectuées dans les régions proximales des cloisons apparaissant au contraire pratiquement lisses.

Une telle évolution ne se produit pas ici : l'ornementation septale demeure visible, même dans les stades les plus âgés des colonies, car il n'y a pas mise en place de sclérenchyme faisant disparaître les granules latéraux.

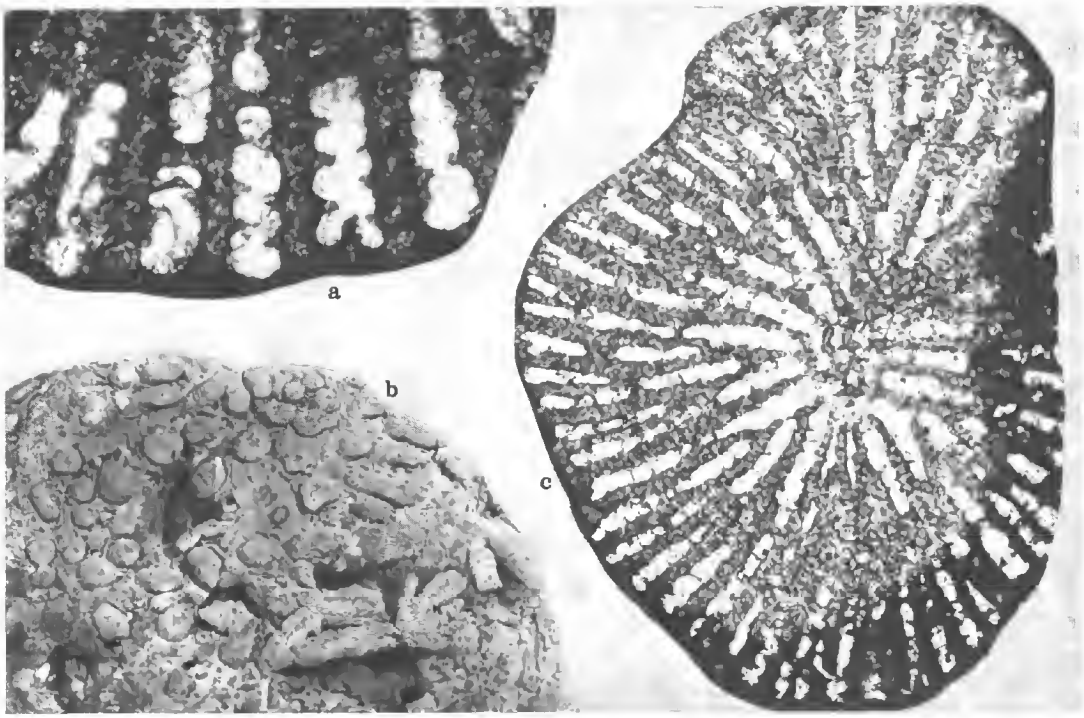

Fig. 32. — *Margarosmilia septanectens.*
a : Bordure interne des cloisons en section transversale (60 ×). b : Original de Loretz. As. XIV 2 de la Bayer. Staatssam. de Munich. c : Section transversale : anastomose des bords axiaux (20 ×).

Ceci implique, chez les deux types d'ontogenèse, une nette différence de longueur de la zone ectodermique génératrice du squelette :

— Chez toutes les formes où l'ornementation disparaît progressivement, la zone productrice de tissu squelettique est nécessairement très longue : elle correspond à la distance entre le bord distal de la cloison et le niveau où celle-ci a atteint son état structural définitif. Pour une cloison majeure de *Margarosmilia zieteni*, par exemple, cette distance est de 5 à 6 mm.

— Chez *Margarosmilia septanectens*, la zone génératrice est extrêmement brève, puisque pratiquement elle correspond à l'intervalle séparant deux granules consécutifs (soit environ 80 μ). Les granules émis ne subissant plus aucune évolution morphologique, c'est la preuve de la cessation de toute activité génératrice de la part de l'ectoderme basal.

Autre caractère structural important, l'anastomose septale qui fournit à l'espèce sa caractéristique morphologique se réalise principalement par la mise en place, aux bordures distales, de très forts synapticules. Compte tenu de la valeur systématique actuellement accordée à ces éléments structuraux, il importe de souligner leur abondance ici.

Les bordures internes des cloisons majeures présentent également une forte dissocia-

tion en éléments trabéculaires isolés, édifiant une structure axiale chicoracée relativement importante.

La présence de ces nombreux synapticules constitue évidemment un caractère différentiel important par rapport aux autres espèces examinées jusqu'ici dans le genre *Margarosmilia*, de même que dans le genre *Thecosmilia* en général.

La structure thécale de *Margarosmilia septanectens* constitue, elle aussi, un élément distinctif. Chez les *Margarosmilia* précédents, on a pu noter l'extrême finesse de la muraille épithécale reposant sur le bord périphérique des cloisons. Ici, la thèque est beaucoup plus forte, largement insérée sur les bords distaux arrondis : elle subsiste de façon pratiquement constante.

Modalités de la gemmation

La division se réalise par constriction progressive du calice initial, sans mise en place de structure néoformée, ni partage préalable de la cavité générale primaire. L'inflexion des cloisons, corrélative de la différenciation progressive des centres secondaires, s'accompagne parfois de la mise en place d'assez nombreux synapticules pouvant faire penser à la création d'une structure propre à la phase de gemmation. Ce phénomène n'est pas constant et, la présence de synapticules étant habituelle chez cette espèce, ne peut prendre de valeur taxinomique (au moins au niveau actuel des recherches).

Position de l'espèce dans le genre *Thecosmilia*

L'individualité de ce type structural apparaît très nettement, fondée sur des éléments importants : la structure septale en trabécules parfaites, la présence de synapticules.

On doit donc en conclure : que ces deux critères écartent certainement l'espèce en question du genre *Margarosmilia* tel qu'il se définit d'après l'analyse de *M. zieteni* ; que le genre *Thecosmilia* proprement dit n'est pas plus apte que *Margarosmilia* à s'intégrer l'espèce *septanectens*. Un terme générique propre s'impose, de même que les réserves formulées ci-dessus à ce sujet (p. 357).

ÉTUDE DE QUELQUES TYPES DU RHÉTIEN DE FISCHERWIESE (STYRIE)

Parmi les treize termes spécifiques distingués par FRECH dans le genre *Thecosmilia*, pour toute la province de Salzbourg, six seulement sont présents à Fischerwiese. On sait qu'à l'époque de la rédaction du mémoire de FRECH, Fischerwiese, de même que l'ensemble des gisements des couches de Zlambach, était considéré comme Norien inférieur, les couches de Kössen étant déjà admises comme rhétiennes. De ce fait, il n'est pas exclu que les hypothèses stratigraphiques alors en cours n'aient eu une influence sur la subdivision taxinomique préconisée par FRECH.

On sait, en outre, que FRECH accordait encore (bien plus que VOLZ par exemple) une influence importante à la morphologie dans la détermination des taxons. Ces éléments d'ordre historique doivent inciter à une extrême prudence dans la comparaison de formes aujourd'hui placées au même niveau chronologique, mais dont l'état de conservation souvent défectueux rend l'analyse structurale très difficile.

Cet état de chose justifie à nouveau, si besoin était, la méthode qui est suivie ici ; et c'est à la recherche des principaux types microstructuraux qu'est consacrée cette étude des *Thecosmilia* de Fischerwiese. La délimitation des taxons de niveau spécifique ne pouvant raisonnablement être envisagée que dans une étape ultérieure, probablement réalisée de façon progressive.

Thecosmilia fenestrata (Reuss)

ESPÈCE-TYPE : *Calamophyllia fenestrata* Reuss, 1864.

(MATÉRIEL ORIGINAL

Le choix de cette espèce comme point de départ est fondé sur la présence dans les collections de la Bayerische Staatssammlung des spécimens originaux de REUSS (auteur du terme spécifique) et de FRECH à qui est dû son classement dans le genre *Thecosmilia*.

Références des collections : As XII 2 : original de *Calamophyllia fenestrata* Reuss, pl. II, fig. 16 ; As XI 4 : spécimen figuré par FRECH pour *Thecosmilia fenestrata* (Reuss), pl. II, fig. 17.

En outre, il s'agit d'une forme excessivement abondante, dont le gisement de Fischerwiese m'a fourni plusieurs centaines de fragments, plus ou moins importants.

Il n'y a donc pas d'ambiguïté sur le sens de ce terme spécifique, au moins quant à ses origines. Les observations nouvelles ne modifient pas les descriptions morphologiques CUIF, 1966 : 130), mais à l'interprétation de la structure septale en termes de « trabécules mal définies », les observations au microscope électronique permettent d'apporter des précisions intéressantes.

Structure septale

Dans le but de préciser l'organisation septale de cette espèce, et surtout d'améliorer notre connaissance de ces « trabécules mal définies » telles qu'elles sont présentées dans le travail cité ci-dessus, j'ai été amené à pratiquer des sections longitudinales dans les éléments radiaires, et à sélectionner pour l'observation celles qui présentaient une rupture au niveau de la zone médio-septale. On peut, en effet, observer que, chez *T. fenestrata*, les faisceaux fibreux paraissent issus d'une ligne médiane irrégulièrement ondulée (cf. Cuif, 1966 : 131, fig. 4 b), rendue fréquemment visible par les phénomènes de dissolution. A cette ligne observée en section transversale, correspond un plan vertical dans la structure septale. La figure 33 a en présente la morphologie, mettant en évidence les crêtes qui le parcourent longitudinalement, en s'infléchissant axialement (la région où elles s'infléchissent vers l'extérieur n'est pas visible sur ce cliché).

Ces crêtes correspondent elles-mêmes aux ondulations de la zone génératrice de l'ectoderme basal, matérialisées par le fait que les fibres se mettent en place dans un plan perpendiculaire à l'ectoderme dont elles sont issues.

La figure 33 b montre nettement la zone de dissolution correspondant à ce plan médio-septal déterminé par l'alignement des extrémités des fibres (cette zone est en effet plus poreuse et constitue une région favorable à la circulation de l'eau qui dissout l'aragonite). Entre ce plan (flèche sur la photographie) et le sédiment (à gauche des tirets), on observe les faisceaux fibreux de la moitié gauche de la cloison, dont le dégagement a permis d'examiner la morphologie du plan médio-septal.

L'interprétation de ces crêtes régulièrement infléchies en termes de trabécules est donc

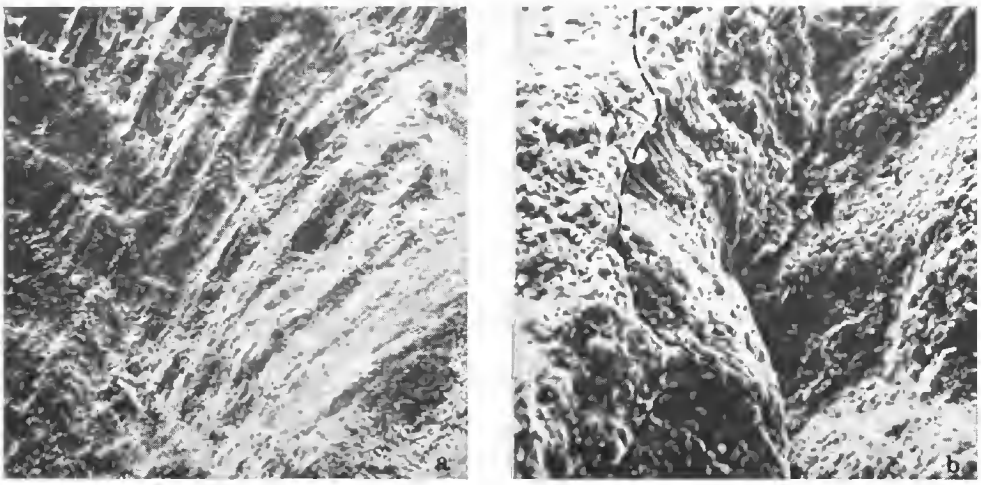

Fig. 33. — *Retiophyllia* (*Thecosmilia*) *fenestrata* (Reuss).
a : Crêtes du plan médio-septal (région septale seulement). b : Phénomène de dissolution au niveau du plan médio-septal (flèche). Ce plan de dissolution sépare les moitiés droite et gauche des cloisons. Il permet les cassures longitudinales (a) qui mettent en évidence les crêtes médio-septales. Souvent rempli de sparite secondaire, il apparaît alors en clair sur les coupes transversales (100 ×).

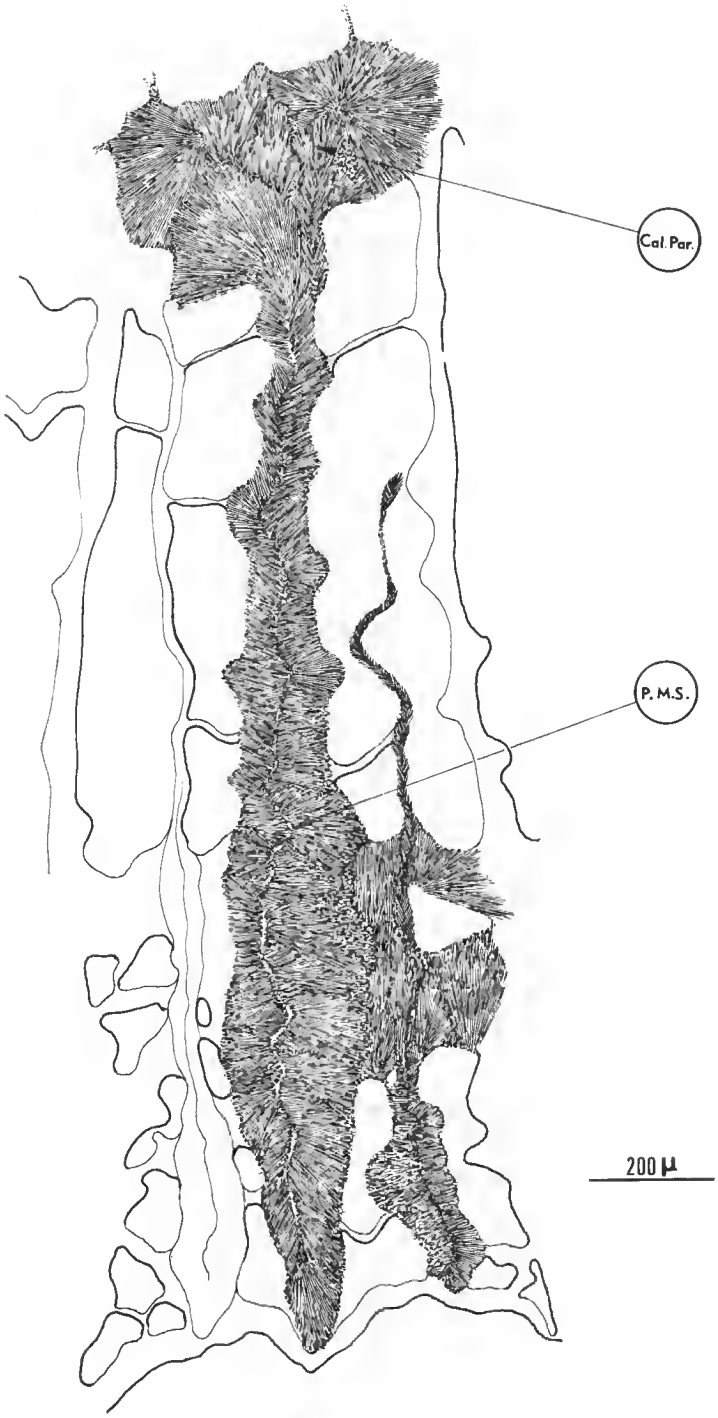

Fig. 34. — *Retiophyllia fenestrata* (Reuss).
Microstructure septale. Faisceaux fibreux insérés sur un plan médio-septal (P.M.S.) irrégulièrement ondulé.
Col. Par. : Columelle pariétale.

incorrecte. Les cloisons sont formées d'un tissu fibreux fondamentalement continu, plus ou moins différencié en faisceaux de convergence centrés sur le plan médio-septal. Ce sont les ondulations de ce plan, vers les crêtes duquel convergent les faisceaux de fibres, qui ont pu faire admettre la présence d'axes verticaux, trabéculaires, plus ou moins bien définis.

De même que pour *Montlivaltia norica* par exemple, il n'y a donc pas d'axe proprement dit, mais ces ondulations ont néanmoins un rapport direct avec la structure septale. En effet, dans l'organisation des faisceaux fibreux qui édifient les cloisons, les centres de convergence sont généralement insérés sur la convexité des ondulations du plan médio-septal. Comme par ailleurs les granules ornementaux des faces latérales sont la manifestation morphologique des centres de convergence les plus importants, on comprend qu'il y ait un alignement de ces granules en files infléchies vers l'axe.

Coordonnée avec un certain alignement en rangées résultant des stades de croissance, cette disposition donne à l'ornementation des faces latérales une disposition orthogonale ne se distinguant pas, extérieurement, de celle que l'on peut observer chez les formes où la structure trabéculaire est parfaitement réalisée.

Autres éléments structuraux

Structure axiale : Les bordures internes des éléments radiaires majeurs présentent très fréquemment un développement rhopaloïde considérable, amenant en contact étroit les masses sclérenchymateuses ainsi mises en place. La valeur taxinomique de cette structure axiale, bien illustrée par la figure 35 a, est encore difficilement appréciable. Certaines sections appartenant à ce type structural par leurs autres caractères n'en présentent qu'un très médiocre développement. Là encore, une étude des formations récifales en place pourrait apporter d'utiles indications, que ne peut fournir la thanatocoenose des marnes de Zlambach.

Structure thécale : Elle est pratiquement double. On observe en effet une muraille vraie, épithécale, fine lame fibreuse reposant sur les bordures costales cunéiformes, mais également un anneau continu en position interne. Cette muraille secondaire est mixte. Partiellement septothécale par le contact des régions d'épaisseur maximale des cloisons majeures, elle comporte également une bonne part de sclérenchyme endothécal.

A ce niveau en effet les vésicules dissépimentaires sont relativement horizontales, entre la région costale où leur convexité est orientée vers l'extérieur et la région septale où elles sont inclinées vers l'axe. Elles sont également plus épaisses et le paraissent encore plus par l'orientation habituelle des plans de coupe. L'ensemble dessine donc, à peu près au tiers périphérique du rayon calicinal, un anneau continu qui semble également une constante de ce type structural, mais avec des développements variables selon les sections.

Position de ce type structural dans le genre *Thecosmilia*. Affinités avec certaines formes examinées précédemment

L'absence de structure trabéculaire écarte bien évidemment cette forme du genre *Thecosmilia*, tel qu'il ressort des diverses études consacrées à la définition de ce terme. J'ai proposé (1966 : 130) l'utilisation d'un terme nouveau (*Retiophyllia*) pour désigner les polypiers correspondant au type structural qui vient d'être décrit. Le schéma structural et la coupe présentés figure 4 (1966 : 131) demeurent valables (comparer avec la fig. 34

du présent travail), mais les termes de l'interprétation actuelle accentuent encore les réserves qui étaient formulées à l'époque quant à la nature des trabécules.

Dans le schéma trabéculaire tel qu'il était en usage alors, il était précisé à propos de la structure septale du nouveau terme générique proposé : « le trait remarquable des trabécules est leur très imparfaite individualisation ». Les observations complémentaires réalisées depuis au microscope électronique obligent à supprimer complètement de la diagnose le terme de trabécule, et à formuler la définition générique comme suit :

Retiophyllia

— Polypiers coloniaux phacélo-dendroïdes.
— Les éléments radiaires sont des costo-septes édifiés par adjonction continue de faisceaux fibreux plus ou moins nettement individualisés, mais ne réalisant jamais de sphérolites parfaitement centrés.
— Les faisceaux sont centrés sur un plan médio-septal ondulé : les crêtes ainsi formées étant progressivement infléchies vers l'axe pour la région septale, vers l'extérieur pour la partie costale.
— Les faisceaux fibreux demeurent généralement dépourvus d'axe propre.

Autres caractères importants de l'espèce-type *R. fenestrata* (Reuss), 1854 : tendance à la formation d'une muraille mixte (para-septothécale) au niveau de la zone de divergence des crêtes médioseptales ; structure axiale pouvant atteindre un très fort développement, par contact des bordures internes hypertrophiées.

On constate combien ces modalités d'édification des cloisons présentent d'étroits rapports avec celles qui ont été mises en évidence à propos de certaines formes du Ladino-Carnien des Dolomites, chez lesquelles était également réalisée une histologie fondamentalement continue.

Rappelons que chez l'espèce où ce type microstructural est le mieux illustré (*Volzeia badiotica*, cf. p. 342), les cloisons sont édifiées par des faisceaux fibreux parallèles, insérés sur un plan médio-septal parfaitement rectiligne.

En bornant la comparaison à la seule microstructure septale, on peut concevoir un passage d'un type à l'autre par un simple phénomène d'inflexion de la zone ectodermique génératrice du squelette. Celle-ci demeure parfaitement rectiligne chez *Volzeia badiotica*, produisant des faisceaux aigus rigoureusement parallèles. Chez *Retiophyllia*, par contre, elle s'infléchit en ondulations groupées en système divergent. Les faisceaux demeurant perpendiculaires au plan médio-septal forment donc au niveau des crêtes une première amorce de différenciation sphéroïdique.

Cette comparaison ne doit pas pour autant faire conclure que la séparation de ces deux genres est injustifiée, ni même qu'il existe entre eux une liaison phylétique directe. La structure septale des *Retiophyllia*, en système divergent bien caractérisé, donnant des cloisons bienniformes est, en effet, bien distincte du plan septal simple des *Volzeia* où n'existe aucune trace de cette différenciation.

D'un point de vue général, le caractère commun de ces structures septales est que la différenciation en axe de convergence y est très réduite. Il n'en existe, chez les *Volzeia*, qu'au niveau des granules ornementaux qui, malgré leur taille parfois forte (cf. fig. 22), ne jouent pas un rôle fondamental dans la structure septale (ils peuvent en effet pratiquement

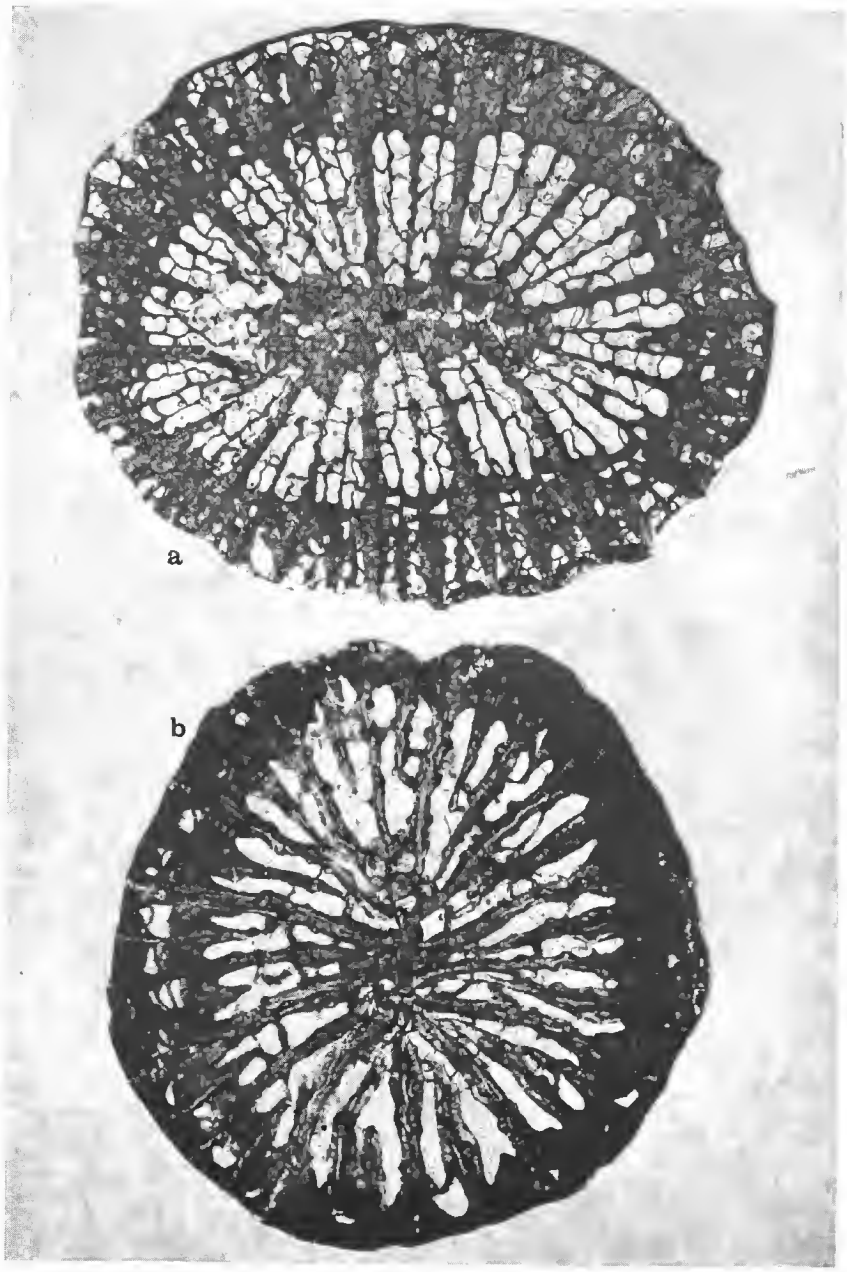

Fig. 35. — a : *Retiophyllia fenestrata* (Reuss) (15 ×). b : *Distichophyllum caespitosum* (Reuss) (11 ×).

disparaître sans modifier le schéma structural). Chez les *Retiophyllia*, ils sont encore beaucoup moins différenciés, les granules latéraux ne correspondant généralement qu'à des faisceaux mieux individualisés, mais toujours centrés sur le plan médio-septal.

Thecosmilia caespitosa Reuss, 1864

P. 159, pl. 3, fig. 2.

Après la description sommaire fournie par Reuss, les caractères morphologiques de l'espèce ont été précisés par Frech qui en a mis en évidence les principaux points (p. 7-8, pl. I, fig. 1-13) :

— colonies dendroïdes, polypiérites assez forts (jusqu'à 1,5 cm de diamètre) ;

— cloisons régulièrement épaisses, à bord axial arrondi ; pas de structure axiale ;

— faces latérales portant une ornementation granulaire peu apparente ;

— structure thécale forte ;

— endothèque rare et irrégulière (cf. fig. 35 b).

Cette description permet d'isoler assez nettement, dans la faune de Fischerwiese, un ensemble de polypiers dont les éléments radiaires présentent la structure suivante (fig. 36).

De part et d'autre d'un plan médio-septal ondulé régulièrement, se détachent des axes de calcification dont l'individualité est nettement démontrée par les coupes longitudinales radiaires. Ces axes demeurent relativement courts, mais donnent naissance à de volumineux sclérodermites dont l'extrémité distale arrondie forme les granules des faces latérales. Le développement de ces sclérodermites les amène en contact mutuel, expliquant ainsi l'épaisseur des cloisons et le faible développement apparent de l'ornementation : seules les extrémités convexes des sclérodermites demeurent visibles extérieurement et leur netteté est rapidement atténuée par un dépôt secondaire en général peu épais.

On comprend néanmoins que l'ornementation septale est loin d'être absente. Au contraire, c'est son développement même qui l'amène à devenir un élément fondamental de la structure septale.

Les ondulations septales desquelles se détachent les axes de calcification s'infléchissent axialement : les ondulations successives sont coupées de plus en plus obliquement ; leurs sommets apparaissent donc de plus en plus éloignés (cf. la moitié interne de la cloison, fig. 36).

Pratiquement, les cloisons de ces polypiers ont une structure uniquement septale (inflexion axiale seulement). Il n'est pas exclu, toutefois, qu'une très légère côte se développe. Elle demeure toujours peu importante, imperceptible même dans la majorité des cas, masquée par l'empâtement qui atteint la bordure périphérique de tous ces polypiers.

La structure thécale paraît, en effet, très épaisse, et presque entièrement compacte, les cloisons majeures montrant un épaississement régulier au bord externe. La muraille est encore renforcée par l'épaisseur des cloisons d'ordre inférieur, qui demeurent courtes, et de structure fondamentalement continue, sans différenciation de sclérodermites.

L'endothèque constitue le seul élément supplémentaire, et encore son rôle est-il très réduit. Elle est constituée de rares dissépiments, ne fournissant souvent qu'une seule section par espace interseptal.

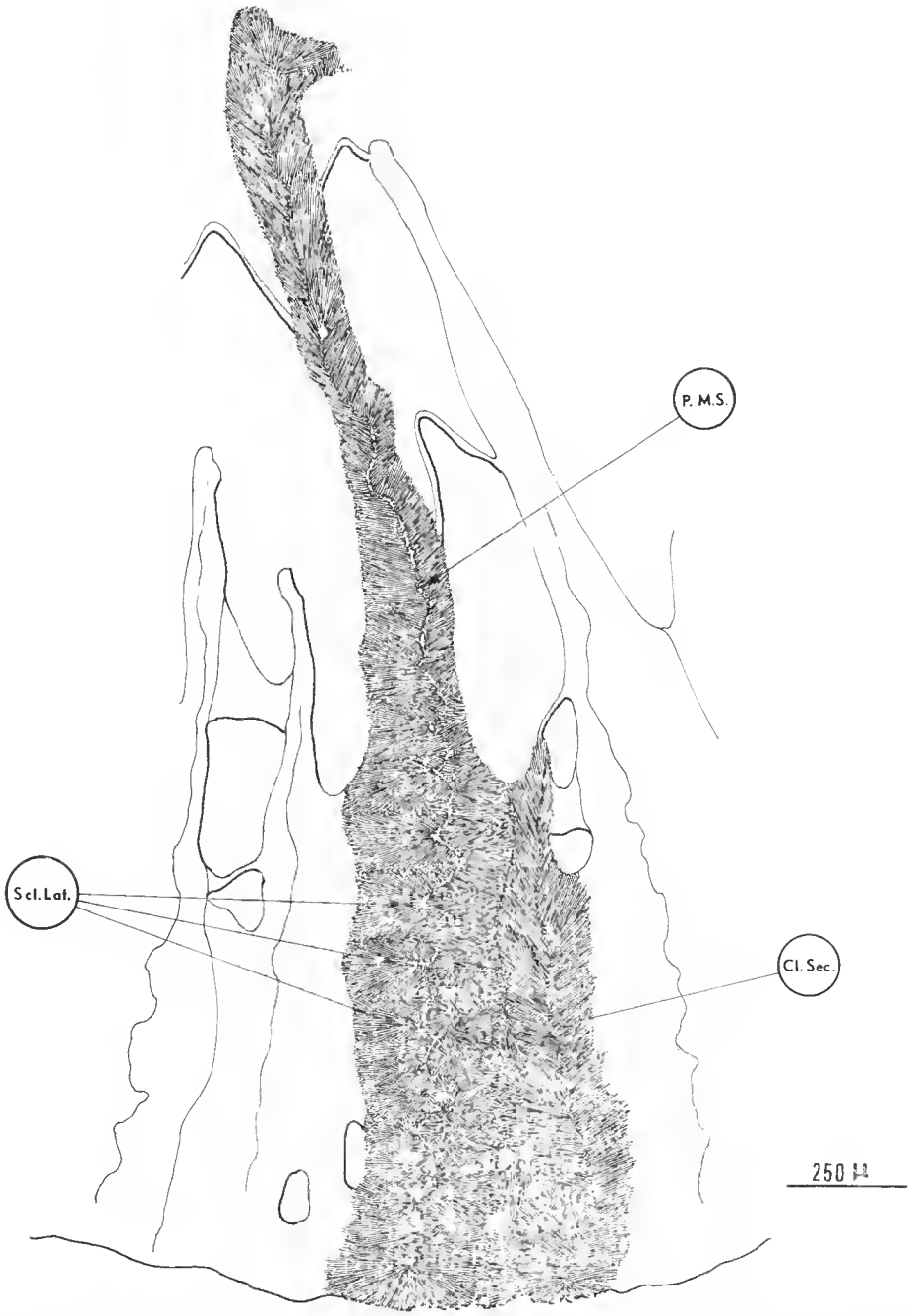

Fig. 36. — *Distichophyllum caespitosum* (Reuss). Microstructure septale. Plan médio-septal (P.M.S.) régulièrement ondulé en crêtes infléchies vers l'axe. Insertion des sclérodermites latéraux (Scl. lat.) sur les crêtes. Cloisons secondaires (Cl. sec.) à structure fibreuse continue.

Il y a absence de structure axiale, malgré le contact fréquent des bordures septales internes. Aucune trace non plus de synapticule, malgré le grand développement des axes latéraux.

Remarques

Les figurations réunies à propos des deux espèces qui viennent d'être étudiées mettent en évidence des différences morphologiques importantes concernant :

— la bordure septale interne, où la différenciation d'un organe axial d'origine pariétale est une tendance constante chez *T. fenestrata*, alors qu'elle ne se produit jamais chez *T. caespitosa*, malgré l'épaisseur des cloisons majeures, et leur contact fréquent dans l'axe du lumen ;

— la bordure septale externe : les structures cunéiformes des régions costales de *T. fenestrata*, supportant à leur bord une très mince épithèque, n'ont pas leur correspondant chez *T. caespitosa*, où la structure thécale est épaisse, pratiquement compacte (les lacunes interseptales demeurant toujours faibles).

Ces différences (et surtout la seconde) sont corrélatives de structures septales assez dissemblables :

— chez *T. fenestrata*, les cloisons ont une organisation en système divergent très net, centré sur le tiers périphérique du rayon calicinal ;

— chez *T. caespitosa*, la zone d'inflexion est tout à fait périphérique : les cloisons sont donc entièrement des septes vrais.

Cette différence de proportion se décèle très bien sur les lames minces : la longue file des ondulations régulières observées sur les sections transversales des septes de *T. caespitosa* (fig. 36) correspond à une très lente inflexion des ondulations du plan médio-septal.

Dans toute la moitié périphérique des cloisons de cette espèce, l'inflexion demeurant faible, les ondulations du plan médio-septal sont coupées perpendiculairement. Nous avons vu (cf. fig. 34) qu'il en va tout autrement chez *T. fenestrata* : l'inflexion y est très rapide, dirigée vers les bordures axiales et internes.

En outre, en ce qui concerne la structure septale, le trait distinctif de *T. caespitosa* est l'individualisation beaucoup plus nette des sclérodermites latéraux, correspondant donc à une nette différenciation des axes de convergence issus du plan médio-septal. De tels axes n'existent pas chez *T. fenestrata* où les faisceaux fibreux demeurent toujours centrés sur le plan médio-septal lui-même.

Du point de vue des affinités de structure septale, *T. caespitosa* est donc beaucoup plus proche d'une forme telle que *Montlivaltia norica*, par exemple, où le phénomène d'isolement des sclérodermites latéraux atteignait également une grande intensité, jouant aussi dans la structure septale un rôle très important (comparer à ce sujet les figures 36 et 4 a).

Proposition taxinomique

Pour traduire ces différences structurales j'ai proposé (1966 : 129) d'utiliser le terme *Distichophyllum* pour *Thecosmilia caespitosa* Reuss.

On reconnaîtra dans ce terme le rappel de la disposition très régulièrement alterne (distique) des axes de calcification, de part et d'autre du plan médio-septal.

L'évolution signalée dans l'interprétation des structures à propos de l'espèce précédente se reproduit ici. On peut noter, en effet, l'absence de véritables trabécules dans l'analyse structurale de *Thecosmilia caespitosa* Reuss. La meilleure connaissance des structures septales qu'a apportée l'observation directe des faisceaux fibreux au microscope électronique conduit donc ici, comme pour nombre de formes précédentes, à limiter l'emploi du terme trabécule à la description des structures septales où sont présents des axes verticaux parfaits.

ÉTUDE DE TYPES STRUCTURAUX DU TRIAS DE TURQUIE

Les gisements triasiques découverts en Turquie dans le Taurus lycien, au sujet desquels il existe maintenant d'assez nombreuses références bibliographiques (cf. Cuif, 1972), ne contiennent qu'un nombre relativement restreint de Madréporaires susceptibles de présenter, sur des bases morphologiques, des affinités avec les formes décrites ci-dessus.

L'étude des Madréporaires de ces gisements est très favorisée par l'excellente fossilisation de l'ensemble du matériel, de sorte que l'analyse permet d'évaluer, sur des bases microstructurales très précises, la correspondance avec les types fondamentaux décrits dans les Alpes. Il apparaît alors que, par delà les différences morphologiques, les ressemblances structurales fournissent de très nombreux points de comparaison positive.

L'éloignement géographique des régions sur lesquelles porte cette comparaison ajoute encore à son intérêt : nous avons pu voir, en effet, que les données biogéographiques actuelles sur la répartition des faunes de Madréporaires triasiques demeuraient peu précises en raison du caractère superficiel des descriptions. La possibilité de réaliser ici une étude microstructurale et histologique devrait permettre d'obtenir une représentation beaucoup plus exacte de la répartition géographique des principaux types microstructuraux de Madréporaires à cette époque.

L'introduction progressive de l'étude des types structuraux de Turquie, avant l'achèvement de la révision des Madréporaires des gisements alpins, pose évidemment un problème de méthode. Il importe, en effet, d'éviter la définition de termes taxinomiques nouveaux sur les faunes de ces gisements, avant d'avoir vérifié l'absence des structures correspondantes dans les formes nommées par les anciens auteurs sur de simples descriptions morphologiques.

C'est évidemment cette obligation qui a déterminé en premier lieu le choix des types décrits ici. Observons toutefois, en ce qui concerne les formes solitaires et phacélo-dendroïdes, que la question est moins complexe qu'on ne pourrait le craindre. En effet, le nombre des termes génériques utilisés par les anciens auteurs est très faible, de sorte que, le travail étant limité à l'examen des critères de niveau générique, la connaissance de la structure des espèces-types de chaque genre fournit une garantie suffisante.

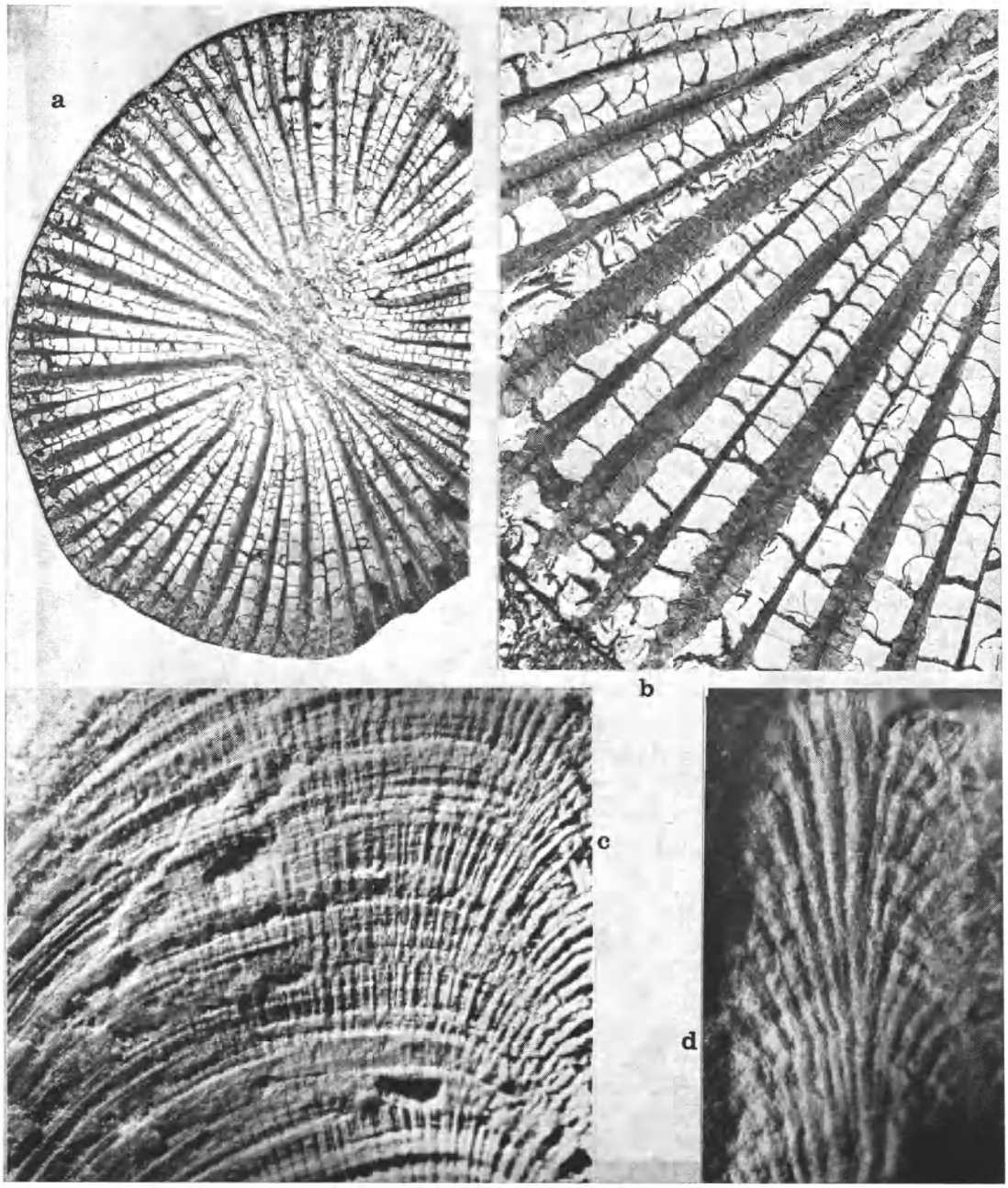

Fig. 37. — *Coryphyllia regularis.*

a : Section transversale de l'holotype (2,5 ×). b : Cloisons ; plan médio-septal absolument continu, faiblement ondulé (8 ×). c : Disposition en système divergent dissymétrique des crêtes du plan médio-septal, et morphologie des stries de croissance (10 ×). d : A titre de comparaison, disposition en système divergent symétrique des crêtes du plan médio-septal chez un représentant (type II) des *Retiophyllia* de Turquie (cf. fig. 40) (10 ×).

Genre **Coryphyllia** n. g.

Espèce-type : *C. regularis* n. sp.

J'ai réuni sous ce nom des polypiers cylindriques de taille relativement forte : le plus grand spécimen actuellement connu mesure 12 cm de longueur. Le diamètre maximal de sa section distale est de 38 mm, celui de la section proximale de 20 mm. La description ne peut donc préciser les caractères ontogéniques initiaux, tous les spécimens étant dépourvus de leur apex. Par contre, bien que la face calicinale soit également érodée dans tous les cas, les stries de croissance visibles en coupe longitudinale (cf. fig. 37) permettent de reconstituer très précisément la morphologie de la bordure distale des cloisons.

Appareil septal

Les éléments radiaires de ces polypiers sont toujours parfaitement compacts et demeurent entièrement libres entre eux. Leurs faces latérales sont dépourvues d'ornementation autre que les stries de croissance. La figure 37 a met en évidence ces dispositions sur une section transversale particulièrement régulière. On doit noter également, sur cette section, la morphologie cunéiforme des bordures périphériques et la nette tendance rhopaloïde des bords internes ne conduisant toutefois à aucune structure axiale cohérente.

Autres éléments structuraux

Très apparents, mais relativement peu importants du point de vue quantitatif ou de leurs particularités ; une muraille épithécale très fine reposant sur les bords externes très aigus ; une endothèque dissépimentaire très abondante et régulière.

Microstructure septale

Les cloisons présentent de façon très caractéristique un plan médio-septal finement ondulé en crêtes divergentes. Cette organisation est visible sur la figure 37 c qui présente une cassure longitudinale au niveau de ce plan et montre bien l'aspect fondamentalement divergent des crêtes alternes.

Il importe d'insister à nouveau sur le fait que ces crêtes divergentes ne sont nullement corrélatives de la présence d'une structure septale trabéculaire. Bien au contraire, le tissu demeure ici fondamentalement continu : on observe seulement dans chacun des demi-septes situés de part et d'autre du plan médio-septal des faisceaux de convergence bien nets, centrés sur les convexités des crêtes.

En section transversale, ce plan médio-septal est également parfaitement visible de la bordure externe à la bordure axiale. Le caractère alterne des faisceaux convergents est également très net (cf. fig. 38). S'il semble s'atténuer dans la moitié interne des sections, c'est évidemment que l'inflexion des crêtes médio-septales amène celles-ci à couper le plan de section de plus en plus obliquement : les crêtes consécutives apparaissent alors de plus en plus éloignées.

La coupe longitudinale montre, en outre, le profil nettement dissymétrique des eloi-

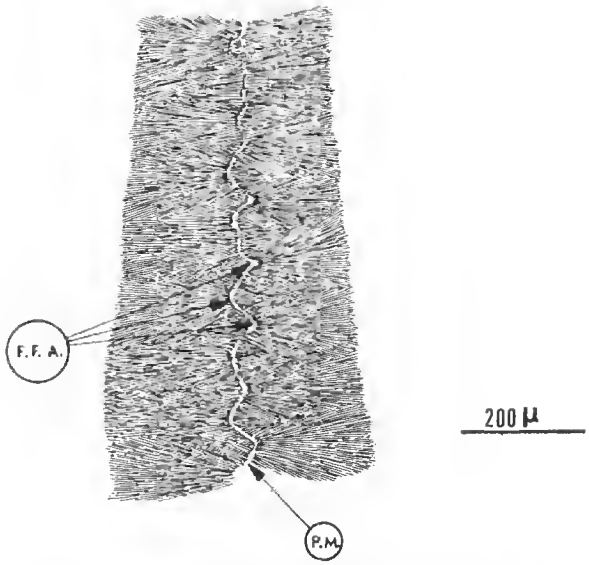

Fig. 38. — *Coryphyllia regularis*. Microstructure septale.
P.M. : Plan médio-septal. F.F.A. : Faisceaux fibreux alternes. La disposition alterne est bien réalisée, mais la différenciation est moins poussée que chez *Distichophyllia*, par exemple (cf. p. 382). Le sclérenchyme reste à l'état de faisceaux simples, centrés sur le plan médio-septal, mais sans axes propres.

sons ainsi que l'absence de « ligne de divergence » proprement dite. Elle permet donc de reconstituer la face calicinale qui, centrée sur une fossette axiale allongée, comportait une dépression centrale fortement accusée, la convexité maximale des cloisons étant située au quart périphérique.

On doit observer que la différenciation du tissu septal est relativement faible, ce qui permet de mettre en évidence le rapport entre les trois paramètres suivants : l'amplitude des crêtes du plan médio-septal, la différenciation des faisceaux de convergence, l'ornementation septale.

On peut remarquer, en effet, qu'à un plan médio-septal peu ondulé correspondent des faisceaux de convergence assez aigus, puisque les fibres se mettent en place perpendiculairement aux ondulations. Ces faisceaux aigus ne vont donc pas présenter une forme sphérolitique suffisamment accusée pour former un granule à la surface externe de la cloison (face latérale) (cf. également ci-dessous la discussion des affinités de ce type structural).

Proposition taxinomique

L'étude de l'ontogenèse septale a permis de définir le terme *Distichophyllia* par la structure septale suivante :

— une lame initiale de tissu fibreux continu formant des crêtes alternes,

— à partir de ces crêtes, différenciation d'axes courts, donnant naissance à des scléroderm-mites jointifs dont la partie distale produit les granules des faces latérales.

Il est clair que le second terme de cette diagnose ne se produit pas dans l'ontogenèse septale du type structural qui vient d'être examiné. Les septes y conservent, en effet, tout au long du développement du polypier une structure fondée uniquement sur les crêtes primaires, sans aucune différenciation d'axes latéraux.

Pour désigner ce type structural, dont aucune forme simple n'a jusqu'à présent fourni d'exemple, je propose d'utiliser le terme *Coryphyllia* [1], avec la diagnose générique suivante :

— polypier simple,
— éléments radiaires en costo-septes. Le tissu fibreux, demeurant fondamentalement continu, est différencié en faisceaux de convergence peu accentués, en rapport avec la faible amplitude des crêtes du plan médio-septal.

Espèce-type : *C. regularis* n. sp.

Ce terme spécifique, décrit dans les pages précédentes, et représenté figures 37 a, b, c et 38, possède comme éléments diagnostiques importants :

— un appareil septal très régulier ; les caractères de leur section transversale en sont bien représentés sur la figure 37 b ;
— une endothèque abondante et très régulière.

Affinités de ce type structural

En limitant la comparaison à la microstructure septale (indépendamment du caractère simple ou composé du polypier), on conçoit que ce type structural prend place très naturellement entre les formes à éléments radiaires indifférenciés (comme *Volzeia* par exemple) et celles chez lesquelles, à partir des crêtes de la zone médio-septale, se détachent des axes courts formant les sclérodermites latéraux (telles que *Distichophyllia*).

Cette série de trois termes nous fournit ainsi l'exemple d'un processus d'évolution possible des structures septales dans le sens d'une plus grande complexité. On peut, en effet, imaginer qu'à partir d'un type structural initial très simple, chez lequel la zone génératrice de l'ectoderme basal est parfaitement rectiligne (*Volzeia*), on passe par simple ondulation de cette zone à la formation de crêtes septales (*Coryphyllia*), à partir desquelles se détachent ensuite des axes latéraux (*Distichophyllia*).

Ce procédé d'exposition consistant à mettre en série ces trois termes génériques, caractérisés par des structures septales de plus en plus complexes, appelle évidemment les remarques suivantes.

Cette série est basée sur trois termes distincts dans le temps, et géographiquement éloignés, mais qui marquent les étapes d'un processus continu. On doit donc s'attendre à trouver des formes intermédiaires, pour lesquelles le classement dans l'un ou l'autre genre deviendra difficile.

En outre, il est également évident que, les termes les moins différenciés pouvant subsister après l'apparition des formes plus complexes, on ne peut espérer obtenir une succession chronologique linéaire simple de stades structuraux de plus en plus complexes.

A ce titre, l'exemple qui va être traité immédiatement, par l'analyse des types du

1. De χορυφή : crête.

genre *Retiophyllia* présents en Turquie fournit une bonne illustration du phénomène. En effet, le genre *Retiophyllia*, dont la structure septale est finalement très comparable à celle de *Coryphyllia*, se trouvant à la fois au Carnien en Turquie et au Rhétien en Autriche, nous fournit un exemple net de la permanence d'un type structural voisinant avec des formes plus différenciées qui peuvent en être issues.

Ces réserves n'ont évidemment rien de particulier aux Madréporaires, mais la mise en évidence précise dans ce groupe d'un phénomène déjà bien noté dans l'évolution d'autres phylums confirme, si besoin était, l'intérêt de l'analyse détaillée des microstructures septales.

Représentants du genre **Retiophyllia** dans le Taurus

Ce terme générique a été défini (Cuif, 1966 : 130-131) à partir de *Thecosmilia fenestrata* (Reuss), et son interprétation reprise ci-dessus (p. 369). Extrêmement abondante à Fischerwiese, c'est donc une forme typiquement alpine. Ses caractères essentiels sont les suivants :

— polypier composé, phacélo-dendroïde,
— éléments radiaires en costo-septes, édifiés par des faisceaux fibreux centrés sur un plan médio-septal ondulé. En règle générale, pas de différenciation d'axes latéraux : les granules ornementaux résultent de la présence de faisceaux sphérolitiques mieux différenciés, mais dépourvus d'axe propre.

Ce type structural est fréquent parmi les polypiers triasiques du Taurus lycien. Bien que l'étude monographique des faunes de ces gisements ne puisse être envisagée que dans un stade ultérieur, il m'a semblé utile de présenter quatre formes dont l'architecture septale offre une complète similitude avec celle qui a été mise en évidence chez *Retiophyllia fenestrata*.

On pourra observer que les différences entre ces quatre formes sont nettes, mais portent toujours sur des variations du développement relatif de structures qui ne remettent pas en cause le schéma structural général. Même lorsque l'importance de ces particularités morphologiques conduit à masquer la similitude avec l'espèce-type du genre, l'analyse de la structure septale permet de replacer cette forme dans son cadre systématique.

Remarque

D'après l'orientation de cette étude, la valeur des différences que présentent entre eux les quatre types qui vont être décrits, de même que leur nette distinction d'avec *R. fenestrata*, correspondent tout à fait à la définition de groupements du niveau spécifique.

On pourra dès lors s'étonner de ne pas voir adoptée ici la présentation habituelle qui formaliserait les différences observées, en faisant correspondre à chaque type un terme spécifique propre.

En l'état actuel de l'analyse des faunes triasiques, c'est pourtant ce procédé qui semble le plus naturel. D'une part, permettant la mise en évidence d'une communauté structurale chez des formes nettement différenciées, il montre que les critères microstructuraux utilisés dans ce travail possèdent effectivement une valeur générale. D'autre part, ce mode de présentation non formel semble adapté à la description d'un groupe de formes dont on

ne doit pas oublier qu'elles sont limitées à une aire géographique relativement restreinte. Si l'on souhaite conserver aux termes spécifiques utilisés une certaine chance de correspondre à une réalité biologique, la formalisation taxinomique ne devrait intervenir que lorsque l'analyse des faunes a pu se développer sur un domaine beaucoup plus étendu. Or c'est précisément le cas pour les faunes triasiques du Moyen-Orient, puisque les recherches récentes et actuelles ont mis en évidence jusque dans les chaînes iraniennes (région de Kermanshah et séries triasiques d'Abadeh) des formations récifales dont l'étude constitue la suite logique des recherches sur les faunes de Turquie.

Ces raisons m'ont incité à reporter, dans la mesure du possible, la définition des termes spécifiques à une étude monographique dont les présentes recherches doivent fournir la base.

Description de quatre types des gisements de l'Alakir Çay

Type 1

Le polypier dont les sections transversales présentent la plus grande ressemblance morphologique avec celles de *Retiophyllia fenestrata* correspond en fait à des colonies dendroïdes nettement plus importantes : le diamètre des polypiérites atteint 15-20 mm, leurs sections étant pratiquement circulaires.

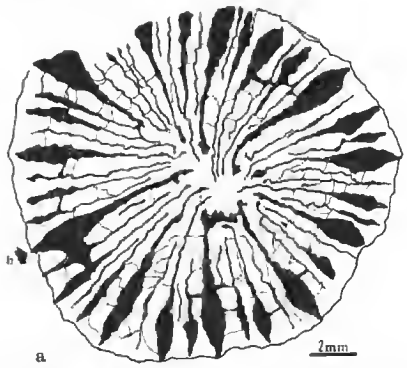

Fig. 39. — *Retiophyllia* du Carnien de Turquie (type 1).
a : Schéma d'une section transversale. b : Microstructure septale d'une cloison majeure. Plan médio-septal continu, peu ondulé. Faisceaux fibreux très peu différenciés. Costo-septe fortement asymétrique.

L'appareil septal marque une nette prédominance des cloisons majeures, costo-septes très renflés au niveau de la zone de divergence. La lame septale, très fine, porte une ornementation granulaire irrégulière et manifeste une nette tendance rhopaloïde à son bord interne.

La bordure externe apparaît, par contre, très cunéiforme, supportant une mince épithèque.

La structure septale correspond exactement à la définition du genre *Retiophyllia* : faisceaux aigus disposés de part et d'autre d'un plan médio-septal faiblement ondulé (fig. 39 b). Comparée à la figuration concernant l'espèce-type du genre *Retiophyllia* (fig. 34).

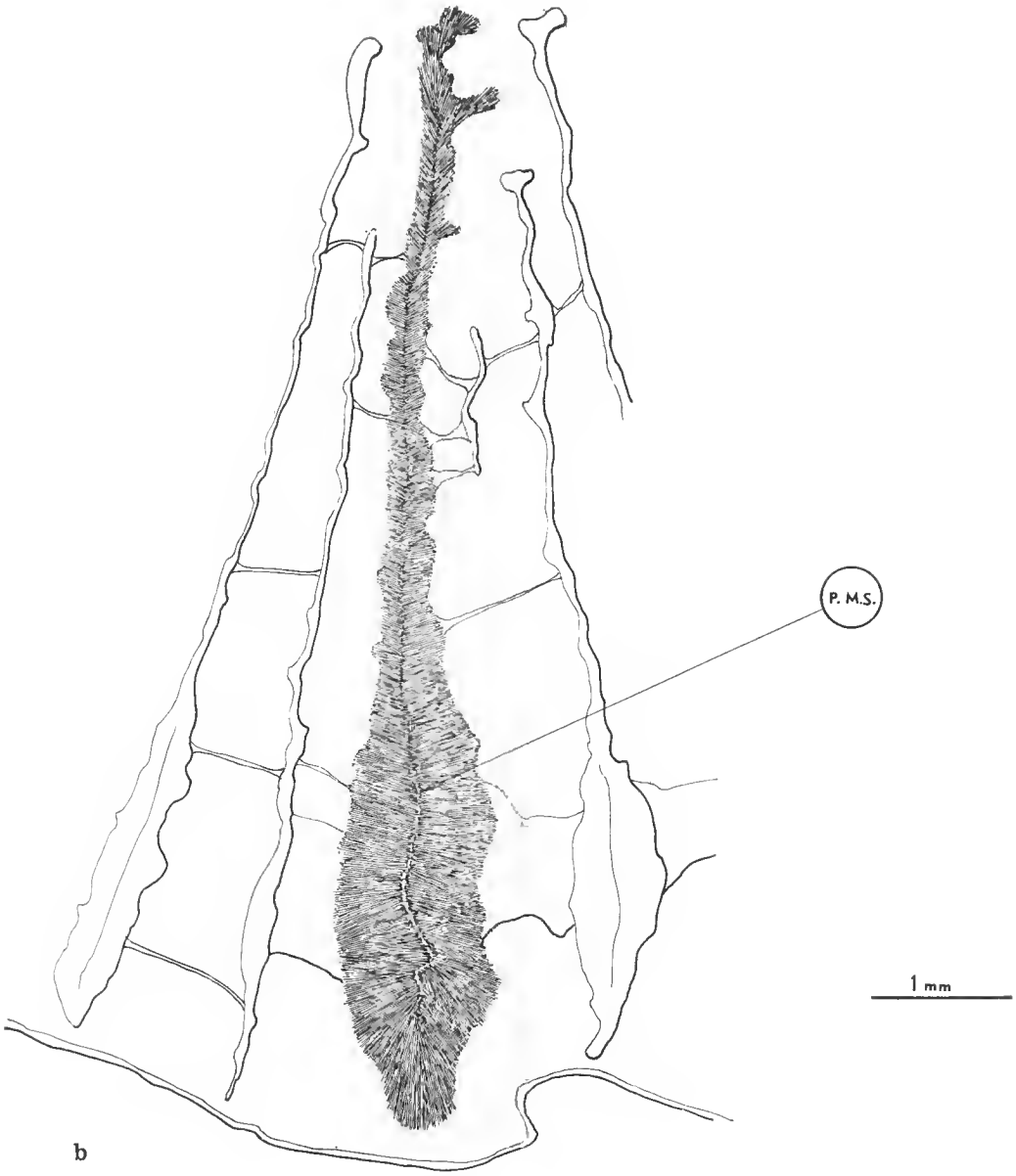

Fig. 39 b.

on peut noter une relativement plus faible différenciation des faisceaux de convergence (encore que certaines sections en présentent une plus accusée que celle qui est figurée ici).

A noter également, du point de vue de la structure générale, l'aspect lacuneux de l'anneau sclérenchymateux interne (qui était très compact chez *Retiophyllia fenestrata*), ainsi que, dans le même sens, l'absence de la columelle pariétale si nette dans les sections de l'espèce de Fischerwiese. La tendance rhopaloïde des bordures internes de ce morphotype n'est pas suffisamment accusée pour conduire à l'édification d'une telle structure axiale.

Il est bien clair que ces éléments différentiels ne correspondent qu'à des degrés de développement de structures qui restent entièrement homologues. On est donc fondé à introduire ce type dans le genre *Retiophyllia*, les similitudes structurales étant par ailleurs confirmées par les modalités identiques du processus de gemmation.

Type II

Le second type présenté ici montre à l'inverse du précédent une nette différenciation des faisceaux de convergence (cf. fig. 40 b). On peut observer, d'ailleurs, qu'au moins dans les régions périphériques, ces faisceaux acquièrent une individualité suffisante pour former des granules hémisphériques apparents morphologiquement.

Dans ce polypier, de taille nettement moindre que le précédent, puisque le diamètre des polypiérites n'atteint que 10-12 mm, l'appareil septal apparaît beaucoup plus homogène. On n'observe pas la différenciation très accusée entre septes majeurs et secondaires qui donnent un aspect assez particulier aux sections du type I. Autre élément morphologique différentiel, l'anneau interne de sclérenchyme est ici bien plus régulier et constant.

Les sections transversales des cloisons du type II présentent un aspect fuselé prati-

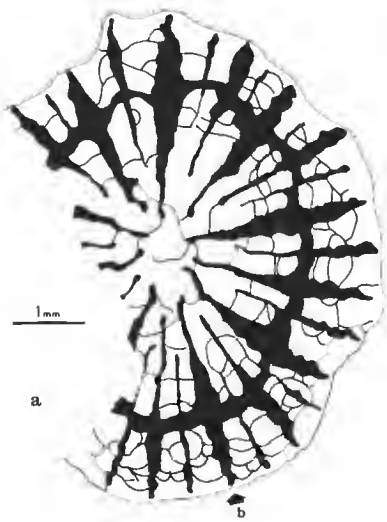

Fig. 40. — *Retiophyllia* du Carnien de Turquie (type II).
a : Schéma d'une section transversale. b : Microstructure septale d'une cloison majeure. Costosepte pratiquement symétrique. Faisceaux fibreux relativement bien différenciés.

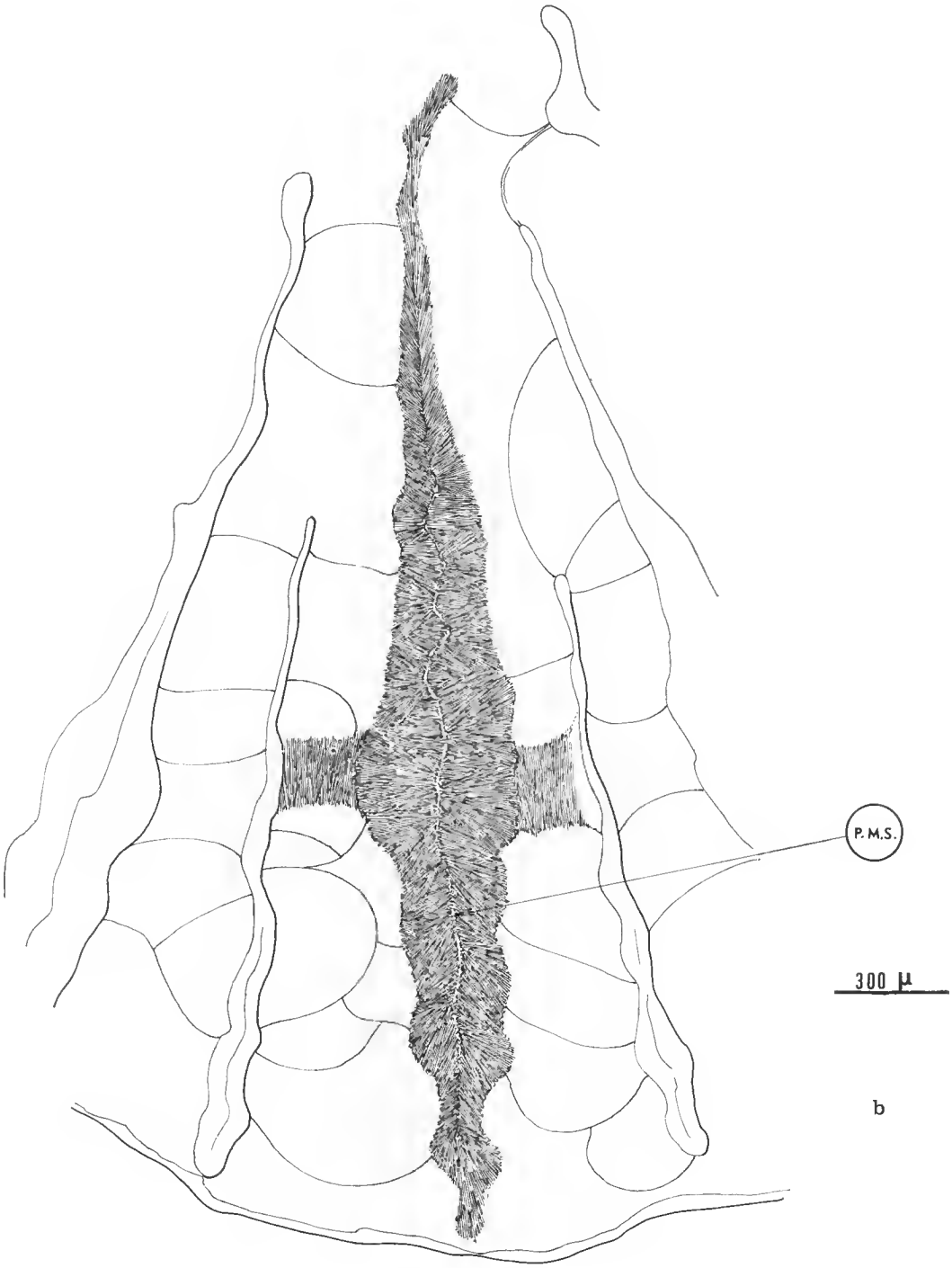

Fig. 40 b.

quement symétrique : les régions costales et septales montrent, en effet, une importance à peu près équivalente. Cette différence de position dans la zone de divergence est très nette sur les cassures longitudinales de cloisons (cf. la figure 37 d où on peut observer la position parfaitement médiane de la zone d'inflexion des crêtes médio-septales).

Toutes ces indications constituent donc des caractères différentiels nets, aussi bien vis-à-vis du type précédent que par rapport à l'espèce-type du genre.

Par ailleurs, l'examen des autres caractères confirme l'attribution d'ordre générique : continuité du plan médio-septal, caractère cunéiforme des bordures périphériques, tendance rhopaloïde des bords internes : tous ces éléments correspondent strictement à ceux qui ont été cités dans la description de *Retiophyllia fenestrata*.

Type III

Morphologiquement très éloigné des deux précédentes formes, de taille beaucoup plus faible (les sections transversales ne dépassent pas 5 mm de diamètre), ces polypiers n'en

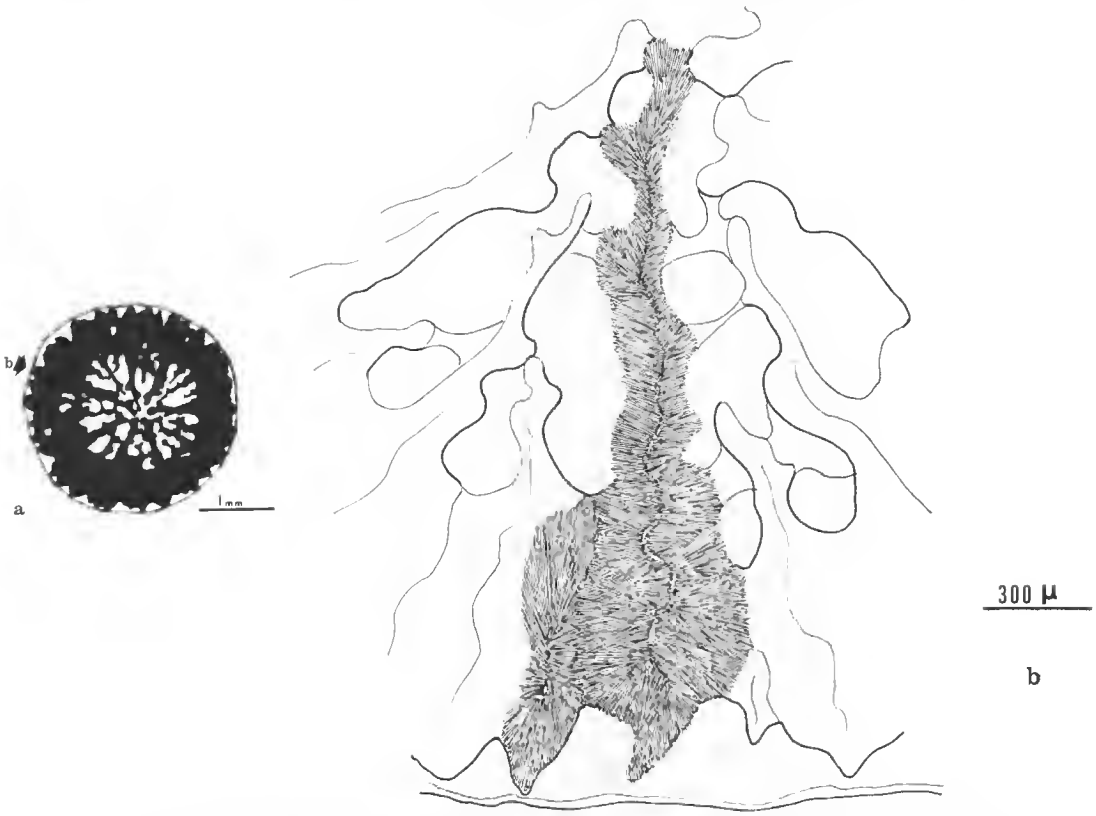

Fig. 41. — *Retiophyllia* du Carnien de Turquie (type III).
a : Microstructure d'une section transversale. b : Microstructure septale d'une cloison majeure. En rapport avec les ondulations accusées du plan médio-septal, faisceaux fibreux bien différenciés. Structure septo-thécale. Néanmoins, le schéma microstructural est évidemment identique à celui des deux types précédents.

présentent pas moins une structure septale en tous points comparable à celle des types I et II.

L'élément différentiel qui s'impose en premier lieu, l'aspect très massif des structures (fig. 41 a), correspond au contact étroit des structures septales dans toute la moitié périphérique du rayon calicinal, mais jamais au développement de structures distinctes de celles qui viennent d'être décrites.

L'observation microstructurale montre, en effet, que dans ces cloisons relativement très épaisses les faisceaux fibreux sont bien centrés sur un plan médio-septal continu. Ces faisceaux forment, à la surface des lames septales, de forts granules dont le développement donne un aspect contourné aux sections des cloisons.

On n'en retrouve pas moins dans celles-ci, et de façon tout à fait nette, les éléments caractéristiques du genre *Retiophyllia*, et notamment la structure costo-septale. La région costale est ici relativement courte, mais bien individualisée par les lacunes qui existent à la périphérie des sections. On observe, en effet, qu'ici (fig. 41 b) les contacts étroits entre les éléments radiaires au niveau de leur zone de divergence produisent une structure septothécale qui oblitère quasi complètement la moitié externe du rayon calicinal. Néanmoins, entre les régions costales très courtes, des lacunes dues à leur aspect cunéiforme, mettent en évidence la fine muraille épithécale reposant sur les crêtes externes des cloisons.

Il est évident qu'à nouveau les caractères structuraux de ce type sont ceux d'un *Retiophyllia*, tandis que des différences de proportions l'isolent, de façon également nette (à l'intérieur de ce terme générique), des deux types précédemment décrits et de l'espèce-type du genre.

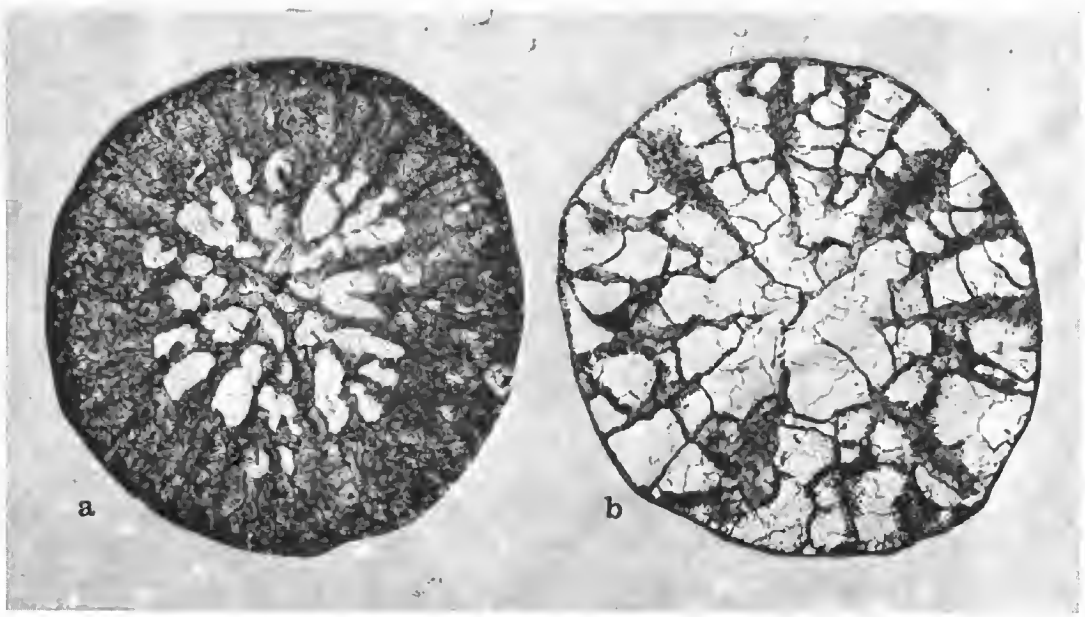

Fig. 42. — *Retiophyllia* du Carnien de Turquie. Sections transversales des types III (a) et IV (b) (20 ×). Au-delà d'évidentes différences morphologiques, les schémas structuraux de ces deux formes sont strictement identiques.

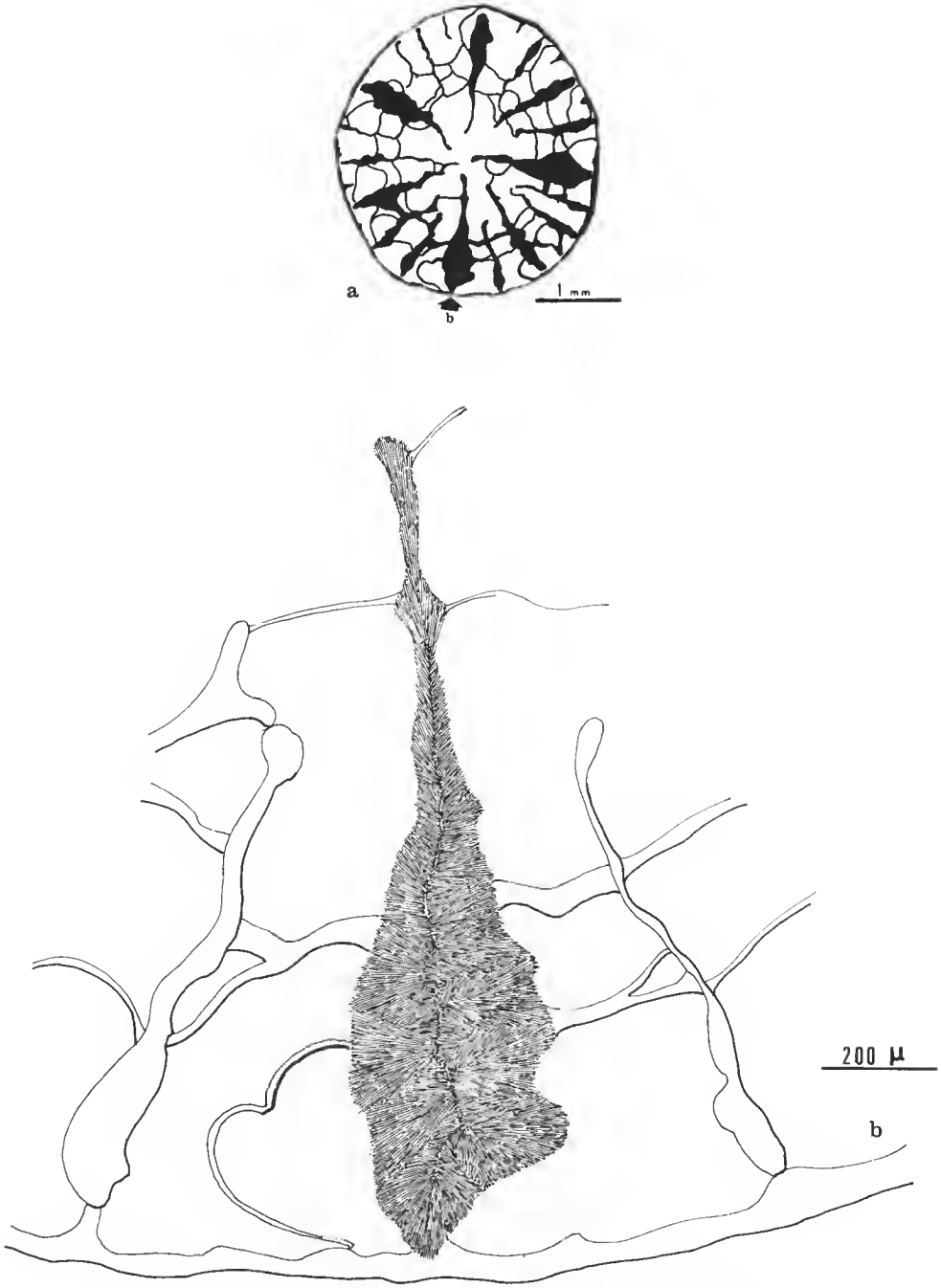

Fig. 43. — *Retiophyllia* du Carnien de Turquie (type IV).
Faisceaux fibreux bien différenciés. Dans certaines cloisons on observe même de très courts axes latéraux. Leur présence demeure toutefois occasionnelle, et le schéma structural demeure identique à celui des trois formes précédentes.

Type IV

Ce quatrième morphotype présente des analogies morphologiques nettes avec les deux premiers. Il s'agit de petits polypiérites (diamètre 4 à 6 mm) dont les cloisons demeurent toujours peu nombreuses. Le faible développement de l'appareil septal paraît encore accentué par l'aspect très grêle des cloisons secondaires, qui isolent nettement des cloisons majeures très espacées (fig. 42 b).

Néanmoins, l'aspect bicunéiforme des cloisons, leur bordure interne légèrement rhopaloïde, l'épithèque très mince reposant sur les crêtes costales constituent des points de similitude nets avec les trois types précédents.

L'étude microstructurale confirme cette attribution générique. On peut observer, en effet, de part et d'autre du plan médio-septal continu, des faisceaux libreux bien différenciés. On doit noter, d'ailleurs, dans certaines sections où l'ornementation granulaire est très fortement différenciée, un début de formation d'axes latéraux en position alterne. Cette différenciation pourrait représenter un indice d'évolution vers un type structural distichophyllide, conduisant peut-être à exclure du genre *Retiophyllia* des polypiers chez lesquels ce processus serait nettement plus accentué (cf., p. 397, l'observation concernant la continuité du processus évolutif suggéré entre ces types structuraux).

Seule une étude plus complète des faunes permettra une discussion de ce point taxinomique. Il n'en demeure pas moins que le type IV est essentiellement conforme au schéma structural du genre *Retiophyllia* et s'inscrit parfaitement bien dans la série de formes que nous venons d'examiner.

Conclusion

La présence en Turquie de types structuraux aussi nettement apparentés à ceux qu'il a été possible de dégager dans les faunes des Alpes apporte une intéressante confirmation sur l'importance de leur rôle dans la faune triasique, par l'étendue de l'aire géographique dans laquelle on les observe.

Un autre élément en accroît encore l'intérêt, c'est la différence chronologique qui sépare ici l'espèce-type des Alpes septentrionales (datée du Rhétien) et les formes du Taurus, issues de gisements d'âge carnien. On observe donc une certaine permanence chronologique d'un type structural dans un domaine géographique relativement vaste.

Si on rappelle qu'il a été possible d'isoler dans la faune ladino-carnienne des Dolomites des types structuraux montrant de nettes affinités structurales avec celles du Rhétien, on aboutit à la conception de l'existence probable, dans toute cette partie du bassin téthysien, d'un groupe réunissant plusieurs termes génériques en étroits rapports. La récapitulation systématique devra donc traduire en termes taxinomiques les affinités dont l'étude des représentants du genre *Retiophyllia* en Turquie vient de nous fournir un bon exemple.

Autre exemple de rapport entre la faune des Dolomites et celle du Carnien de Turquie : la présence du genre *Protoheterastraea* dans le Taurus

Défini dans les Dolomites, et classé jusqu'à présent dans la famille des Stylophyllidae, ce genre a été étudié dans mon travail précédent (cf. Cuif, 1972 : 258 à 268, fig. 23 à 26).

La présence en Turquie d'un type qui, sous un aspect morphologiquement très différent, présente une microstructure septale et une ontogenèse tout à fait comparables à l'espèce des Dolomites fournit un second et très net exemple des rapports existant entre les deux domaines. De ce fait, l'examen de ces polypiers prend naturellement place dans cette première analyse des faunes du Taurus et fournit, en outre, une utile confirmation de la méthode employée jusqu'ici.

Protoheterastraea alakirensis n. sp.

Morphologie

Ces polypiers forment de volumineuses colonies dendroïdes, dont les polypiérites circulaires atteignent 15 à 18 mm de diamètre (fig. 44). Par là-même, ils se distinguent déjà très nettement de l'espèce des Dolomites, qui ne dépasse pas en général 5-6 mm.

La morphologie septale accentue encore l'éloignement apparent des deux types. On sait, en effet, que les anciens auteurs avaient isolé les spécimens des Dolomites sur la seule base des particularités morphologiques des cloisons : septes majeurs très forts, cloisons secondaires très grêles, l'ensemble inséré sur une muraille proportionnellement très développée.

Ces caractéristiques sont loin d'être aussi apparentes dans l'espèce du Taurus : les diffé-

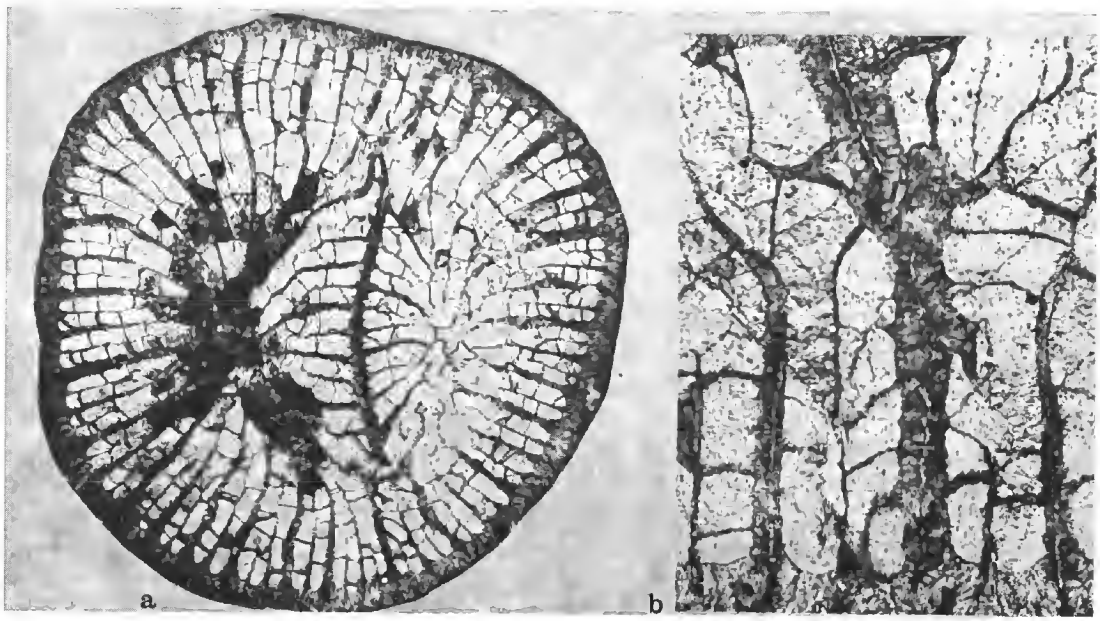

Fig. 44. — *Protoheterastraea alakirensis.*
a : Section transversale en phase de gemmation (6 ×). b : Insertion du massif de sclérenchyme axial (déjà fortement différencié) sur une cloison majeure en voie de régression (20 ×).

rences d'importance des divers ordres de cloisons sont les mêmes que celles qui sont habituellement observées ; la structure thécale est effectivement forte, mais paraît beaucoup moins importante du fait de la plus grande taille des sections calicinales.

Le développement de l'endothèque tel qu'on peut l'observer chez *P. alakirensis* constitue également un élément différentiel important : on a pu constater, en effet, qu'elle était très réduite et pratiquement absente chez *P. leonhardi*.

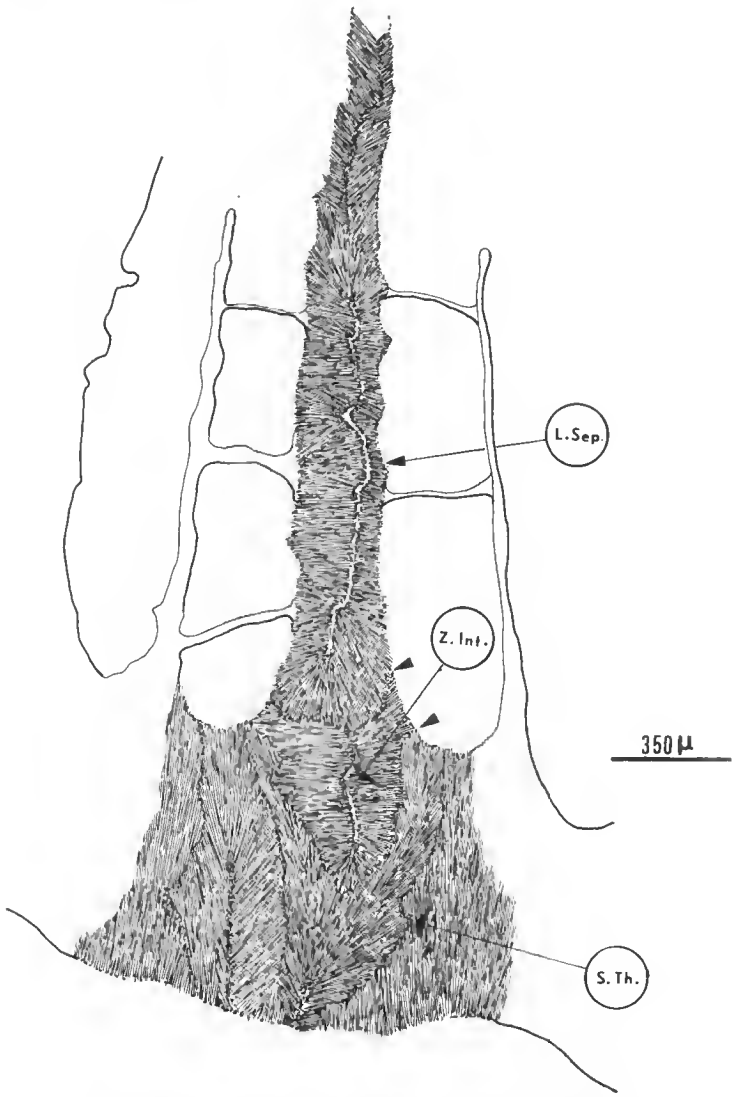

Fig. 45. — *P. alakirensis*. Microstructure septale.
L. Sep. : lame septale en système divergent relativement peu différencié ; Z. Int. : zone intermédiaire ; S. Th. : structure thécale. Cette structure en trois termes était apparue de façon très caractéristique (et alors isolée) chez *Protoheterastraea* (*Hexastraea*) *leonhardi* (Volz) (cf. Cuif, 1972, fig. 23 c).

Au total donc, et sur les seules bases morphologiques, deux types qui pourraient donner lieu à l'utilisation de deux termes génériques différents.

Comparaison des structures septales

Les cloisons majeures des spécimens de Turquie montrent une organisation en trois parties qui rappelle immédiatement la structure décrite à propos de *P. leonhardi*.

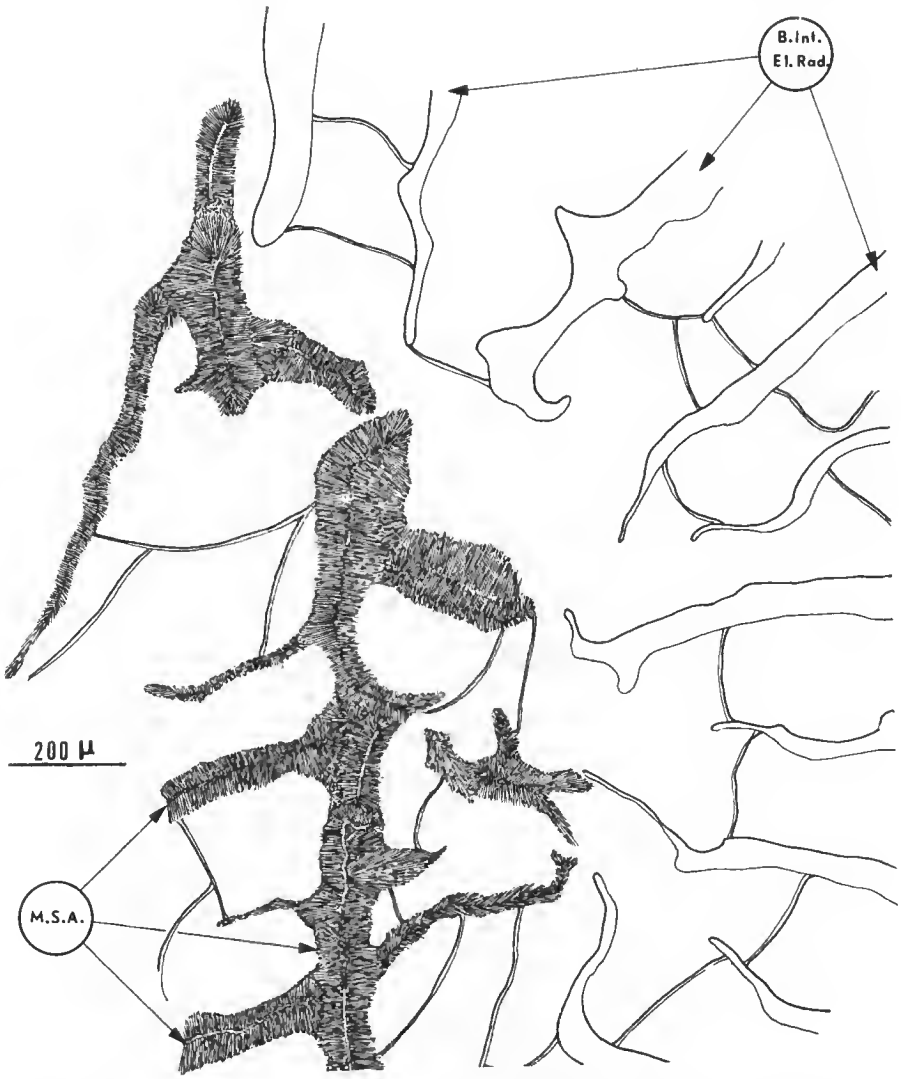

Fig. 46. — *P. alakirensis*.
Mise en place et début de différenciation du massif sclérenchymateux axial (M.S.A.), qui va s'insérer sur les bordures internes de deux cloisons majeures diamétralement opposées.

On observe, en effet, une lame septale constituée par un système divergent bien caractérisé, insérée sur la structure thécale par une zone intermédiaire dont la présence constante était déjà apparue chez l'espèce des Dolomites. En outre, cette structure très particulière constituait jusqu'à présent une caractéristique exclusive de cette espèce.

Dans cette zone intermédiaire, les faisceaux fibreux sont peut-être moins bien différenciés chez la forme turque, mais la similitude des structures est évidente (comparer la figure 23 c, page 259, Cuif, 1972) et la figure 45 du présent travail.

Structure thécale

Elle montre, comme chez *P. leonhardi*, la même organisation en faisceaux radiaires. Là encore, la régularité de la disposition n'est pas aussi parfaite que chez l'espèce-type, mais la similitude reste très démonstrative.

Processus de gemmation

Enfin, les modalités de la division achèvent de donner à ces deux types une unité qui dépasse largement leur différences morphologiques. On observe, en effet, que la gemmation débute, chez la forme turque, par la mise en place dans l'axe du lumen, d'un massif sclérenchymateux qui va rapidement se différencier en un septum diamétral et en ébauches septales radiaires.

Ce septum diamétral va s'insérer sur deux cloisons majeures opposées (exactement comme chez *Protoheterastraea leonhardi*, et ces dernières vont progressivement régresser jusqu'à ce que le septum diamétral, sur lequel se développent simultanément les cloisons néoformées, vienne en contact avec la structure thécale du calice initial.

A ce moment, chaque moitié du septum diamétral va jouer le rôle de structure thécale pour les calices secondaires issus de ce processus.

La totale similitude de celui-ci avec les observations réalisées chez *P. leonhardi* confirme donc les arguments tirés de la structure septale en faveur du classement de ces deux types dans le même genre.

La concordance de ces arguments permet donc, malgré l'isolement actuel de ces deux formes (seules de leur type dans leur gisement et distantes de plusieurs milliers de km), de les réunir dans le même terme générique.

Là encore, les très considérables différences morphologiques se réduisent à des inégalités dans le développement d'éléments structuraux demeurant comparables de bout en bout.

La possibilité d'obtenir une précision relativement satisfaisante dans l'analyse des rapports entre deux formes aussi éloignées apporte un argument supplémentaire à l'utilisation, pour l'étude des Madréporaires triasiques d'Europe et d'Asie mineure, d'un cadre systématique commun fondé sur la microstructure septale et les processus ontogéniques.

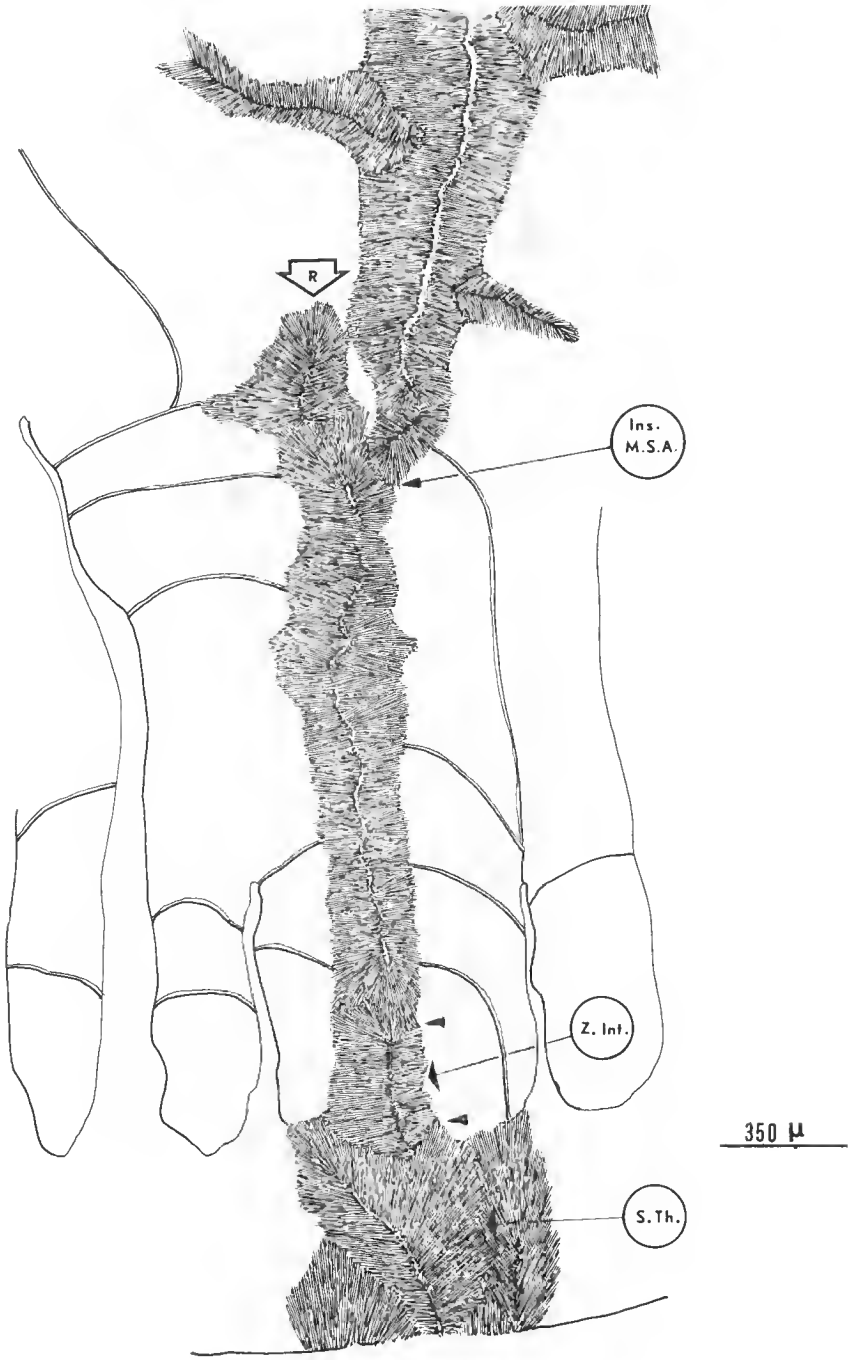

Fig. 47. — *P. alakirensis.*
Suite du processus de division. Inséré sur une cloison majeure présentant la structure typique du genre (cf. fig. 45), le massif de sclérenchyme va progressivement se substituer à elle (R : régression de la cloison majeure), jusqu'à entrer en contact avec la structure thécale.

CONCLUSION

Rapports des principaux types structuraux étudiés

Pas plus que pour le genre *Montlivaltia*, la structure septale des *Thecosmilia* (telle qu'elle est maintenant admise) n'a été observée parmi les Madréporaires triasiques rangés jusqu'à présent sous ce nom.

En revanche, l'analyse structurale des nombreuses formes rapportées aux deux genres en question a mis en évidence des faits très significatifs quant à la composition de la faune de cette époque. On a pu, en effet, constater, par la réunion de résultats obtenus dans trois régions géographiquement et chronologiquement distinctes, qu'a existé au Trias moyen et supérieur un ensemble de types structuraux dont les affinités très accusées peuvent s'interpréter par le développement d'un processus unique.

Le schéma général réunissant ces divers types peut se représenter, à partir d'une cloison à zone médio-septale rectiligne (cf. *Volzeia*, p. 345), par un plissement de la zone génératrice produisant une zone médio-septale ondulée (cf. *Retiophyllia*, p. 370, ainsi que *Coryphyllia*, p. 381), puis par le développement d'axes latéraux à partir des crêtes ainsi formées (cf. *Distichophyllia*, p. 376).

Les développements relatifs de ces divers stades permettent ainsi d'interpréter une bonne partie des types structuraux examinés dans le présent travail.

D'un point de vue plus général, les analyses présentées ici suggèrent que le passage d'un type histologique fibreux continu à une structure septale où les axes de convergence sont bien individualisés pourrait représenter un schéma évolutif global susceptible de guider les recherches. Les formes triasiques examinées ici montrent, en effet, sous diverses modalités, cette tendance à la différenciation d'axes de convergence au détriment de la structure septale de type plan-continu, qui prendrait de ce fait un caractère primitif.

C'est en fonction de ce schéma que sont groupés ci-après les divers termes génériques individualisés au cours de ce mémoire.

Diagnoses des types structuraux analysés

I. — Formes dont l'ontogenèse septale ne comporte qu'une seule phase : la différenciation d'axes de convergence ne se produit pas, ou demeure très limitée quant à son importance structurale.

Genre *Volzeia* Cuif, 1966 ; espèce-type *Volzeia badiotica* (Volz).

— Polypiers composés phacélo-dendroïdes.
— Cloisons toujours compactes, formées de faisceaux fibreux aigus, centrés sur un plan médio-septal absolument continu, rectiligne ou peu ondulé.

— De ce plan se détachent irrégulièrement des axes de convergence correspondant aux granulations latérales. Celles-ci demeurent toujours libres entre elles, peuvent être pratiquement absentes chez certaines formes, et ne jouent jamais un rôle structural important.
— Division par mise en place d'un massif sclérenchymateux axial, inséré sur deux cloisons majeures affrontées, sur lesquelles apparaissent les cloisons néoformées.
Autres éléments descriptifs : cf. p. 337 à 348.

Genre *Coryphyllia* n. gen. ; espèce-type : *C. regularis* n. sp.

— Polypier simple.
— Éléments radiaires en costo-septes.
— Plan médio-septal très régulièrement ondulé, les crêtes ainsi formées ayant toujours une faible amplitude.
— Faisceaux fibreux peu différenciés, toujours centrés sur le plan médio-septal.
— Absence complète d'axes de convergence.
— Analyse et discussion p. 379 à 383.

Genre *Retiophyllia* Cuif, 1966 ; espèce-type : *Calamophyllia fenestrata* Reuss, 1864.

— Polypiers composés phacélo-dendroïdes.
— Cloisons en costo-septes.
— Plan médio-septal ondulé.
— Faisceaux de convergence bien différenciés, en rapport avec l'ornementation granulaire des faces latérales, mais ne donnant pas d'axes de convergence caractérisés de façon régulière.
— Division par constriction progressive du calice initial.
Autres caractères importants : cf. p. 370 : analyse de l'espèce-type, et p. 383 à 391, analyse de quelques représentants de ce genre en Turquie.

II. — Formes dont l'ontogenèse septale comprend deux phases bien caractérisées :

a) Mise en place d'une zone médio-septale ondulée déterminant des crêtes parallèles.
b) A partir de ces crêtes, différenciation d'axes latéraux denses, réguliers, auxquels leur développement confère un rôle très important dans l'édification de la structure septale.

Genre *Distichophyllia* n. gen. ; espèce-type : *Montlivaltia norica* Frech.

— Polypier simple.
— Cloisons en costo-septes : les éléments radiaires majeurs ont une structure correspondant très exactement à la définition du groupe.
Autres caractères importants de l'espèce-type et formes affines : p. 308 à 318.

Genre *Distichophyllum* Cuif, 1966 ; espèce-type : *Thecosmilia caespitosa* (Reuss), 1864.

— Polypier composé.
— Cloisons en septe simple, ou costo-septe peu accentué.
— Structure septale montrant une forte variabilité. La structure typique de ce groupe

apparaît nettement dans les cloisons majeures, les autres conservant une structure en faisceau de convergence simple, centré sur le plan médio-septal.
— Division par constriction progressive du calice initial.
— Cf. p. 375 et Cuif, 1966 : 129.

Genre *Margarosmilia* Volz, 1896 emend. ; espèce-type : *M. zieteni* Klipst.[1] in Volz (= *T. hörnesi* Laube).

— Polypier composé.
— Cloison en costo-septes bien caractérisés.
— Zone médio-septale plissée très nette mais peu importante du point de vue quantitatif. Le rôle principal dans l'édification des cloisons est dévolu aux sclérodermites latéraux, qui se différencient très précocement et prennent un grand développement.
— Division par constriction progressive du calice initial.
— Cf. p. 358 à 366.

III. — Formes chez lesquelles la différenciation immédiate des sclérodermites rend pratiquement nulle l'importance de la phase initiale.

Genre *Margarophyllia* Volz, 1896 emend. ; espèce-type *Montlivaltia capitata* Münster, 1839.

— Polypier solitaire.
— Cloisons compactes, à zone médio-septale rectiligne extrêmement brève.
— Différenciation immédiate de rangées successives de sclérodermites alternes.
Autres caractères importants de l'espèces-type : cf. p. 319 à 323.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

N. B. : Les titres ci-dessous complètent la liste bibliographique qui termine le premier fascicule : *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e série, n° 97, Sci. Terre 17 : 211-291.

Alloiteau, J., 1957. — Contribution à la systématique des Madréporaires fossiles. Publ. Centre nat. Rech. Sci., Paris, 462 p., 20 pl. (2 vol.).

Beauvais, L., 1964. — Étude stratigraphique et paléontologique des formations à Madréporaires du Jurassique supérieur du Jura et de l'est du Bassin Parisien. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. sér., **43** (100) : 1-288, pl. I à XXXVIII.

Cuif, J.-P., 1966. — Structure de quelques polypiers phacéloïdes triasiques. *Bull. Soc. geol. Fr.*, 7e sér., **8** : 125-132.
— 1968. — Révision de l'espèce *Thecosmilia granulata* (Klipst.), Madréporaire du Trias de Saint-Cassian. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., **10** : 622-626.
— 1972. — Recherches sur les Madréporaires du Trias. I. Famille des Stylophyllidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 97, Sci. Terre 17 : 211-291.

Gill, G. A., et J. G. Lafuste, 1971. — Madréporaires simples du Dogger d'Afghanistan : étude sur les structures de type « Montlivaltia ». *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. sér., **50** (115) : 1-40, pl. I-XII.

1. Par exception, cf. p. 360.

LAMBELET, E., 1968. — Korallen im Korallen-Oolith mit besonderer Berücksichtigung der Gattungen *Montlivaltia* und *Tecosmilia*. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Mth.-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Univ. Hamburg. : 1-236, f. 1-105.

MILNE-EDWARDS, H., 1857. — Histoire naturelle des Coralliaires, ou polypes proprement dits. Paris, Roret, 3 vol., 1 atlas.

REUSS, A. E., 1854. — Beiträge zur Charakteristik der Kreideschichten in der Ostalpen. *Denkschr. Akad. Wiss., Wien*, Math.-Naturwis. Kl., **7**, part. B, Anthozoen : 73-133.

STOPPANI, A., 1858-60. — Paléontologie lombarde. I : Les pétrifications d'Esino. II : Géol. et Paléontol. des couches à Avicula contorta. Milan.

Manuscrit déposé le 18 juin 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 275, nov.-déc. 1974, Sciences de la Terre 40 : 293-400.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1975.

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.